R 260-1
2 ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LII

FASCICULE 3 ET DERNIER

A. RAYNAUD, C. PIEAU et Mme J. RAYNAUD

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA FORMATION DU CLOAQUE CHEZ L'ORVET (*ANGUIS FRAGILIS* L.)

Publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1968

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P. 260 c 1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Tome LII, Fasc. 1

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA FORMATION DU CLOAQUE, CHEZ L'ORVET

(ANGUIS FRAGILIS L.)

par

A. RAYNAUD, C. PIEAU et Mme J. RAYNAUD

Publié avec le concours du C.N.R.S.

SOMMAIRE

Pages

I. *Introduction et historique* 3

II. *Matériel et techniques* 4

III. *Résultats :*

A. Le développement du cloaque, au cours de la vie embryonnaire et fœtale 6

a. Le modelage de la région cloacale externe 6

b. Étude miscroscopique du développement du cloaque (embryons des groupes I à IX) 14

B. La morphologie et la structure histologique de la région cloacale de l'Orvet, après la naissance 40

Le cloaque des jeunes Orvets de sexe femelle 40

Le cloaque des Orvets femelles immatures 43

Le cloaque des Orvets femelles adultes 46

Le cloaque des Orvets de sexe mâle 52

IV. *Discussion :*

A. L'origine embryonnaire des différentes chambres du cloaque et des ébauches phalliques 55

B. Les constituants épithéliaux des différentes chambres du cloaque 57

C. Les différences sexuelles dans la structure du cloaque 58

D. La fonction des différentes chambres cloacales 59

V. *Résumé* 60

VI. *Bibliographie* 62

8 564010 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA FORMATION DU CLOAQUE, CHEZ L'ORVET

I. INTRODUCTION ET HISTORIQUE

La nécessité d'une étude détaillée de la formation du cloaque, chez l'embryon d'Orvet et de sa différenciation postnatale, s'est imposée à nous, au cours de diverses recherches, pour des raisons multiples : d'abord, les données embryologiques dont on disposait jusqu'à présent, étaient rares et incomplètes (ainsi, dans le travail, classique, de UNTERHÖSSEL P., consacré au développement du cloaque des lézards et des serpents, un nombre très restreint d'embryons a été examiné et le plus jeune embryon d'Orvet dont le cloaque est représenté mesure 52 mm de longueur); il était donc indispensable de reprendre cette étude en examinant une série plus complète d'embryons, s'étendant des stades précoces du développement aux phases terminales de la vie utérine; d'autre part, cette étude s'est révélée nécessaire pour constituer la base d'un travail consacré à la morphogenèse comparée du cloaque chez diverses espèces de Reptiles. Enfin, la connaissance détaillée du développement du cloaque s'est avérée indispensable pour l'étude des réactions aux hormones sexuelles des différents constituants du cloaque.

Les travaux antérieurs relatifs à la structure et à l'embryologie du cloaque de l'Orvet se réduisent à des descriptions fragmentaires; LEYDIG F. (1872) le mentionne brièvement dans son examen des organes génitaux; BRAUN M. (1877), HOFFMANN C. K. (1889), MIHALKOVICS G. V. (1885) n'y font allusion que sous l'angle de l'ouverture des conduits urogénitaux dans les chambres cloacales. UNTERHÖSSEL P. (*in* FLEISCHMANN A., 1902) a ébauché une étude du développement embryonnaire du cloaque de l'Orvet, mais son matériel, très limité, ne lui a pas permis de suivre l'évolution de la configuration des chambres cloacales; sa description semble se rapporter à un seul stade, tardif, du développement, et il ne l'illustre que par deux figures; d'autre part, elle est imprécise.

En ce qui concerne la terminologie, nous utilisons celle de GADOW H. (1887), c'est-à-dire les termes de coprodaeum, urodaeum et proctodaeum; la validité de la dénomination « coprodaeum » pour la chambre intestinale terminale a été discutée : nous conserverons, cependant, ce terme car, chez les jeunes embryons, cette partie terminale du tube digestif possède une certaine individualité sur le plan morphologique, à la fois par son diamètre et par ses enveloppes musculaires. La configuration générale du cloaque des Lépidosauriens a été récemment précisée, sur des bases histologiques, par GABE M. et SAINT-GIRONS H. (1965), et les observations de ces auteurs et leurs dessins de la région cloacale ont facilité nos recherches; ces dernières apporteront, en retour, un complément à leurs travaux, puisque l'Orvet ne figure pas dans le matériel qu'ils ont décrit et que nous apportons la description du développement des constituants de son cloaque; de plus, nous avons pu préciser les limites des épithéliums des trois parties du cloaque, chez les embryons, à tous les stades du développement étudiés.

Le lecteur trouvera dans le travail de GABE M. et SAINT-GIRONS H. (1965) une bibliographie étendue relative à la structure du cloaque des Reptiles; en ce qui concerne sa formation, en plus des travaux cités dans les lignes précédentes, nous avions connaissance des travaux de FLECK O. (1910) chez le Gecko, de ceux de VON PERENYI J. (1888), d'OSTROUMOFF A. (1888-1893), de STRAHL H. (1881-1882), de HOFFMANN C. K. (1890) chez le Lézard, de ceux de MITSUKURI K. (1896) chez les Chélonieus, des études de TREADWELL A. T. (1891) et de BEUCHELT H. (1936), relatives au développement des organes copulateurs chez les Serpents; enfin, les recherches de BOYDEN E. A. (1922, 1924) sur la formation du cloaque des Oiseaux nous ont été utiles sur le plan de l'embryologie comparée.

Source : MNHN, Paris

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

210 embryons d'Orvet ont été utilisés pour cette étude; ils proviennent d'Orvets gravides capturés sur le territoire de la commune de Sannois (Val-d'Oise) ou des communes limitrophes; ces femelles ont été sacrifiées le jour de leur capture ou élevées, un certain temps, en terrarium; au moment du sacrifice (après anesthésie à l'éther), les oviductes gravides sont extraits du corps et les œufs sont prélevés et déposés dans une boîte de Pétri, sur une gaze imprégnée de NaCl (solution à 8 ‰); pour les plus jeunes embryons, le prélèvement, la fixation et l'étude ont été effectués selon les modalités préconisées antérieurement (RAYNAUD A., 1962 *a*); les embryons plus âgés sont détachés de l'œuf, pesés, mesurés, examinés à la loupe binoculaire et immergés dans le liquide fixateur; certains ont été dessinés à la chambre claire, d'autres photographiés.

Les fixateurs utilisés ont été principalement le Zenker-acide acétique, le mélange de Bouin, le Susa et le Carnoy; les embryons ont été coupés en série à 7,5 μ et les sections, en général colorées à l'hémalun-éosine-safran; quelques colorations spéciales ont été effectuées (réaction à l'acide périodique Schiff [APS], Unna-Brachet, carmin de Best, muci-carmin, réaction xanthoprotéique, recherche des lipides).

Pour mettre en évidence la forme générale du cloaque et son modelage, au cours du développement, des reconstructions graphiques de cette région ont été effectuées pour les stades du développement les plus importants, ainsi que quelques schémas; d'autre part, de nombreuses photographies de coupes histologiques éclairent les descriptions relatives à la structure microscopique des différentes parties du cloaque.

Les reconstructions du cloaque, en vue perspective, aux stades embryonnaires de son développement et au cours de la vie postnatale, ont été effectuées d'après le procédé en « lignes de niveau », de LISON L. (1937); dans plusieurs cas, les lignes de niveau ont été figurées telles qu'elles étaient données par la méthode de reconstruction; dans d'autres, la forme de ces lignes a été utilisée pour indiquer le relief du cloaque.

Les dessins représentant une coupe sagittale du cloaque des Orvets immatures ou adultes ont été réalisés soit en utilisant la méthode de reconstruction projective de His (*in* LISON L.), avec des séries de coupes transversales, soit par superposition des dessins de coupes sagittales, dessins réalisés à la chambre claire.

Les embryons ont été rassemblés, d'après leur taille et leurs principales caractéristiques morphologiques, en groupes; la configuration du cloaque est décrite pour chacun de ces groupes; dans les premiers groupes, il s'agit d'embryons très jeunes, de taille très voisine; pour les autres groupes, les poids du plus jeune embryon et du plus âgé, à l'intérieur d'un groupe, diffèrent sensiblement; mais ces embryons extrêmes sont réunis, dans le groupe, par une série d'intermédiaires, toujours assez nombreux pour que l'évolution de la région cloacale puisse être suivie, en général, de 20 mg en 20 mg, parfois même, de 10 mg en 10 mg. (Dans les divers groupes, les numéros de quelques embryons sont donnés pour permettre au lecteur de retrouver, dans d'autres publications, des renseignements sur la structure de l'appareil urogénital de ces embryons).

Classification des embryons utilisés.

Groupe I. — Ce sont les plus jeunes embryons dont nous disposions pour cette étude (embryons des Orvets Orv. 325 et Orv. 721); ils mesuraient 3 à 4 mm de longueur (distance courbure cervicale – courbure caudale); leurs yeux n'étaient pas pigmentés; le cristallin avait la forme d'une petite cupule épiblastique ouverte à l'extérieur; l'otocyste était également ouvert à l'extérieur; en arrière de l'arc mandibulaire, on apercevait trois arcs branchiaux. Les ébauches des membres n'étaient pas formées. 10 embryons de ce groupe ont été étudiés histologiquement sur coupes sériées.

Groupe II. — Il est constitué par des embryons de 4 à 5 mm de longueur (Orv. 690, Orv. 604 et Orv. 720); les yeux ne sont pas encore pigmentés. Le bourgeon maxillaire supérieur bute contre le bord interne (dorsal) de l'œil; en arrière de lui, on aperçoit 4 arcs branchiaux; un très court bourgeon allantoïdien (0,3 à 0,7 mm de longueur) est visible. Un très léger renflement de la paroi latérale du corps, à hauteur des somites 6 à 11 représente l'ébauche du membre antérieur; on ne distingue pas d'ébauche de membre postérieur. 9 embryons de ce groupe ont été étudiés.

Groupe III. — Il est constitué par des embryons mesurant 4,5 à 5,5 mm de longueur (distance courbure cervicale – courbure caudale); autour de l'embryon, l'aire vasculaire occupait environ les trois quarts de la surface de la moitié supérieure de l'œuf. L'embryon présente une forte courbure de la région cervicale

Source : MNHN, Paris

et la queue est encore très courte et recourbée sur elle-même. L'œil n'est pas pigmenté et a une forme ovoïde, allongée. Le creux olfactif est large. Le bourgeon maxillaire supérieur, encore très court, se termine contre le bord interne de l'œil. En arrière du bourgeon mandibulaire, on aperçoit trois arcs branchiaux. Le bourgeon allantoïdien, visible extérieurement, atteint 0,4 à 0,8 mm de longueur. Sur les côtés de la région thoracique, une petite saillie oblongue représente l'ébauche du membre antérieur. 7 embryons de ce groupe (Orv. 263 et Orv. 342) ont été étudiés, sur coupes sériées.

Groupe IV. — Ce sont des embryons dont la longueur est comprise entre 5 et 7 mm. Ils appartiennent à plusieurs portées.

Les plus jeunes (embryons des Orvets Orv. 396 et Orv. 345) mesurent de 4,8 à 5 mm de longueur (distance courbure cervicale – courbure caudale); les ébauches des membres se présentent sous la forme d'un bourgeon pointu, recourbé dorsalement. Le bourgeon maxillaire supérieur se termine contre le bord interne de l'œil, ou à hauteur du plan médian de l'œil; la queue est courte, légèrement recourbée. L'allantoïde forme un petit sac de 1 à 2 mm de longueur.

Les embryons provenant de deux autres portées (Orv. 190 et Orv. 406) sont un peu plus développés; ils mesurent 5 à 6 mm de longueur; ici, l'ébauche du membre antérieur atteint son maximum de développement (la partie saillante mesure 0,2 mm de longueur). Le bourgeon maxillaire supérieur arrive à hauteur du bord antérieur de l'œil. L'allantoïde atteint une longueur de 2 à 3,5 mm.

Les embryons les plus âgés de ce groupe atteignent 6 à 7 mm de longueur; chez eux, le creux olfactif est encore largement ouvert, mais ses bords commencent à se rapprocher. Le bourgeon maxillaire supérieur arrive à hauteur du bord antérieur de l'œil ou dépasse légèrement ce niveau. La partie saillante de l'ébauche du membre antérieur est un peu plus courte que chez les embryons précédents. Les ébauches des membres postérieurs sont bien formées, avec une crête épiblastique bien développée, mais commençant à dégénérer chez les embryons les plus âgés. Ces embryons (qui proviennent des Orvets Orv. 400, 404, 411, 686 et 689) pèsent de 20 à 27 mg, environ.

Au total, 15 embryons de ce groupe ont été étudiés histologiquement, sur coupes sériées.

Groupe V. — Il comprend des embryons pesant de 30 à 60 mg; ils appartiennent à 9 portées différentes : chez les plus jeunes (embryons de 30 à 40 mg), le corps n'est pas pigmenté, l'œil est pigmenté, dépourvu de papilles sclérales et les paupières ne sont pas encore soulevées; les bords des creux olfactifs se sont rapprochés, transformant ces creux en fentes allongées; les ébauches des membres antérieurs ont régressé et se présentent sous forme d'un petit appendice pointu, de 0,15 mm de longueur; les ébauches des membres postérieurs présentent leur plus grand développement au stade de 35-40 mg (embryons de 6 mm de longueur). Dans la région cloacale, on note au stade de 40 mg, l'apparition des ébauches, paires, de la lèvre caudale du cloaque.

Chez les embryons pesant environ 50 mg, l'œil est toujours dépourvu de papilles sclérales, mais on observe le premier soulèvement annulaire de l'ébauche palpébrale, autour de l'œil; les bords des creux olfactifs se sont rapprochés et forment maintenant, un sillon olfactif linéaire, dont l'extrémité distale, encore élargie, représente l'ébauche de la narine externe. Dans la région cloacale, l'ébauche de la lèvre crâniale du cloaque est représentée par un bourrelet transversal, impair, tandis que les ébauches paires, de la lèvre caudale ne se sont pas encore réunies; les ébauches phalliques sont représentées par deux petites éminences réunies par leur côté latéral, aux bords latéraux de la lèvre crâniale du cloaque (Raynaud A., 1963*a*). 12 embryons de ce groupe ont été étudiés (mentionnons, parmi ceux-ci, les embryons de Orv. 419, Orv. 486, Orv. 487, Orv. 188, Orv. 537 et Orv. 619).

Groupe VI. — Il est constitué par des embryons pesant de 60 à 100 mg; à ces stades, le corps de l'embryon s'allonge et tend à devenir cylindrique; chez les embryons de 60 mg, il n'y a pas encore de pigmentation sur le corps; l'œil est pigmenté et des papilles sclérales sont présentes; la paupière est légèrement soulevée autour de l'œil; le sillon olfactif qui était présent au stade précédent, a disparu mais, à l'emplacement de sa base, persiste une petite encoche sur le bord de la lèvre supérieure (cette encoche s'observe chez tous les embryons pesant de 60 à 70 mg); la narine externe est formée. Il ne persiste pas de vestiges des membres antérieurs mais il existe encore de petites ébauches de membres postérieurs; celles-ci disparaîtront chez les embryons pesant de 90 à 100 mg. Chez ces derniers, le corps s'est allongé (la distance sommet du crâne – cloaque atteint 19 à 21 mm et la longueur de la queue, 17 à 19 mm); il n'est pas pigmenté mais l'organe pariétal, forme un petit cercle pigmenté, sur le dessus de la tête; il y a encore des papilles sclérales, saillantes, sur l'œil et le soulèvement des paupières s'est accentué; il n'y a pas encore d'écailles sur le corps, mais la peau forme déjà, sur le dos, les flancs et la queue, des sillons transversaux. 50 embryons de ce groupe ont été étudiés histologiquement, sur coupes sériées.

Groupe VII. — Embryons pesant de 100 à 200 mg. Chez les embryons de 100 mg, le corps n'est pas pigmenté; l'œil est pigmenté et possède des papilles sur la sclérotique; la tête est allongée, la mâchoire inférieure arrive jusqu'à hauteur de l'extrémité de la mâchoire supérieure; le cerveau moyen est un peu moins proéminent qu'aux stades antérieurs. Il n'existe plus de vestiges des membres antérieurs, ni des membres postérieurs. Il n'y a pas encore d'écailles sur le corps, mais seulement des sillons transversaux.

Chez les embryons de 150 mg, les écailles sont présentes sur le corps et la mâchoire inférieure mais les plaques de la tête ne sont pas encore formées; la paroi ventrale du corps est fermée, sauf au niveau de l'ombilic; une grande partie de l'œil est couverte par les paupières qui délimitent une ouverture réduite,

Source : MNHN, Paris

laissant apparaître le cristallin. Sur l'œil, on ne voit plus de papilles sclérales (elles sont présentes encore chez les embryons de 130 mg). Les phallus sont bien développés dans les deux sexes, avec un sillon spermatique bien formé (RAYNAUD A., 1963 *b*); ces embryons atteignent une longueur totale de 5 cm (longueur du sommet de la tête au cloaque = 23 à 27 mm; longueur de la queue = 21 à 24 mm).

Chez les embryons d'un poids voisin de 200 mg, le corps s'est encore allongé; l'embryon atteint 5,5 à 5,8 cm de longueur totale (la distance du sommet du crâne au cloaque est comprise entre 25 et 28 mm); il y a des écailles sur tout le corps, mais les plaques de recouvrement de la tête ne sont pas formées; une très légère pigmentation apparaît sur les côtés et le dessus de la tête (une bande faiblement pigmentée apparaît entre la narine et l'œil, se scinde et passe au-dessus et au-dessous de l'œil, pour se reconstituer en arrière de lui). Les paupières recouvrent une grande partie de l'œil; on n'aperçoit guère que le cristallin dans la partie qu'elles laissent apparente. 34 embryons de ce groupe ont été étudiés histologiquement, sur coupes sériées.

Groupe VIII. — Embryons pesant de 200 à 300 mg. Les embryons de ce groupe atteignent 6 à 7 cm de longueur : au stade de 250 mg, la distance de l'extrémité du museau, au cloaque est égale à 34 ou 35 mm; au stade de 290 mg, cette distance est de 36 mm; le corps des embryons, cylindrique, a acquis un aspect serpentiforme; il est pigmenté sur la tête, sur les flancs et sur les côtés latéraux de la base de la queue; les écailles, en forme de plaques plus ou moins larges, sont visibles sur la tête. Les phallus ont acquis leur configuration générale caractéristique et sont saillants, sur les bords du cloaque; leur morphologie a été décrite antérieurement (RAYNAUD A., 1963 *c*). 26 embryons de ce groupe (embryons de Orv. 214 et Orv. 429) ont été étudiés histologiquement, sur coupes sériées.

Groupe IX. — Embryons pesant de 300 à 500 mg. Les fœtus pesant de 300 à 350 mg (fœtus de Orv. 211) mesurent 7 à 7,5 cm de longueur totale (la longueur extrémité du museau au cloaque est comprise entre 36,5 et 38,5 mm); ils sont pigmentés, les phallus sont saillants. Les fœtus pesant aux environs de 400 mg (fœtus de Orv. 432 et Orv. 86) ont une longueur totale de 7,5 à 8 cm; ils sont fortement pigmentés; les paupières se sont presque réunies, ne laissant entre elles, qu'une mince fente horizontale; les phallus sont encore saillants. Les fœtus pesant de 500 à 550 mg (fœtus de Orv. 213) sont arrivés près du terme du développement dans l'œuf : ils atteignent 9 à 9,5 cm de longueur totale (45 à 50 mm de l'extrémité du museau au cloaque); les paupières sont pratiquement réunies; les phallus ne sont plus apparents extérieurement, ils sont rétractés dans deux sortes d'étroites poches situées sur les bords latéraux du cloaque. 47 embryons de ce groupe ont été étudiés histologiquement, sur coupes sériées.

Les caractéristiques (poids, taille), des jeunes Orvets et des adultes dont le cloaque a été étudié seront données au début des paragraphes relatifs à la description de la structure de la région cloacale.

III. RÉSULTATS

A. — LE DÉVELOPPEMENT DU CLOAQUE, AU COURS DE LA VIE EMBRYONNAIRE ET FŒTALE

Nous donnerons d'abord, une brève description de l'acquisition du relief de la région cloacale externe; nous entreprendrons, ensuite, l'étude microscopique du développement des différentes parties (coprodaeum, urodaeum, proctodaeum) du cloaque.

a. Le modelage de la région cloacale externe.

Avant d'étudier la configuration et l'évolution des constituants internes de la région cloacale (coprodaeum, urodaeum) de l'Orvet, il convient de décrire la formation du relief de la région cloacale externe. Quelques indications sur ces aspects extérieurs et des dessins de cette région, ont été donnés dans des travaux antérieurs (RAYNAUD A., 1963 *a*, *b*, *c*), relatifs à la formation et à la régression des ébauches des membres postérieurs et au développement des ébauches phalliques.

Chez les très jeunes embryons, mesurant de 3 à 4 mm de longueur, on n'aperçoit aucun relief sur les bords latéraux de la future région cloacale : en avant du bourgeon caudal, renflé, fait saillie un très court bourgeon allantoïdien (de 0,3 à 0,4 mm de longueur); sur ses bords, on distingue une saillie formée par du mésenchyme entourant les vaisseaux allantoïdiens.

Source : MNHN, Paris

C'est chez les embryons du groupe III, mesurant de 4,5 à 5,5 mm de longueur et possédant un bourgeon allantoïdien de 0,5 à 0,7 mm de longueur, que s'est formé (fig. 1 du texte) un léger renflement, de teinte blanchâtre, de la paroi du corps, sur les côtés latéraux de la future région cloacale externe, à hauteur de la base du pédicule de l'allantoïde; ces renflements, de forme elliptique lorsqu'ils sont vus du côté latéral, se prolongent du côté médian et crânial par la lame mésenchymateuse qui recouvre ventralement le bourgeon allantoïdien.

Bientôt (embryons pesant de 20 à 25 mg : ce sont les embryons les plus développés du groupe IV), la configuration de la région cloacale se complique (fig. 2 du texte) : en avant des renflements latéraux, le mésenchyme qui recouvre le pédicule allantoïdien présente de chaque côté de la ligne sagittale médiane, une surélévation : ce sont les ébauches, paires, de la lèvre crâniale du cloaque; sur leurs bords latéraux, elles sont en continuité avec les renflements latéraux (seule une légère dépression les sépare); dans ces renflements, sont en train de s'individualiser deux ébauches : du côté médian, l'ébauche des phallus et, du côté latéro-dorsal l'ébauche du membre postérieur.

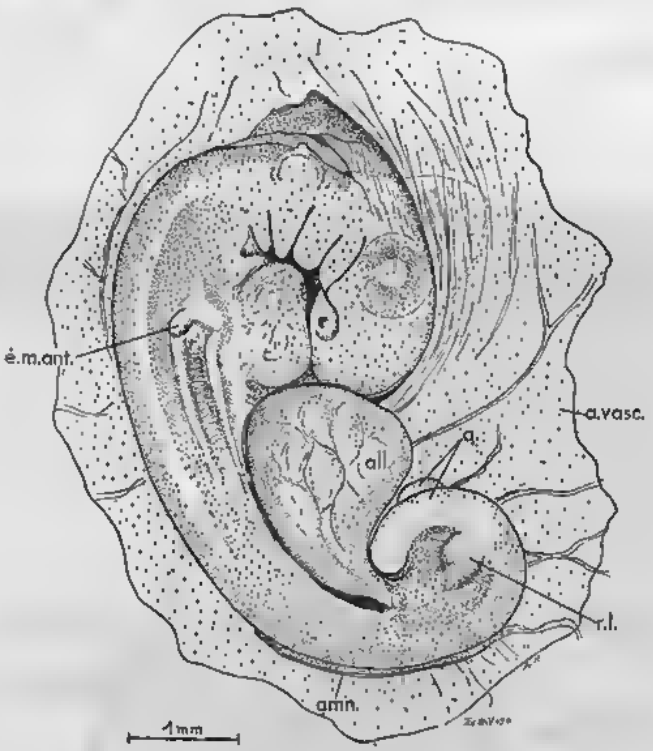


FIG. 1

Vue, du côté latéral droit, d'un jeune embryon d'Orvet de 5,5 mm de longueur (E 6 Orv. 190); sur le côté de la future région cloacale, on distingue le renflement latéral (r. l.). [a. vasc. : aire vasculaire; all. : allantoïde; amn. : amnios; é. m. ant. : ébauche du membre antérieur droit; q. : queue.] [Dessin à la chambre claire, Gr. = 13,5.]

A un stade ultérieur (embryons du groupe V, pesant de 40 à 50 mg), le relief de la région cloacale s'accuse : au centre de cette région, on aperçoit (fig. 3 et 4, du texte) une aire ovale, dont le grand axe coïncide avec la ligne sagittale-médiane; c'est la chambre urodacale, vue par transparence à travers l'épiblaste; de part et d'autre de cette aire, sont situées les ébauches phalliques; en avant d'elles, les ébauches paires de la lèvre crâniale du cloaque; en arrière des ébauches phalliques, commencent à se soulever les ébauches paires, de la lèvre caudale

Source : MNHN, Paris

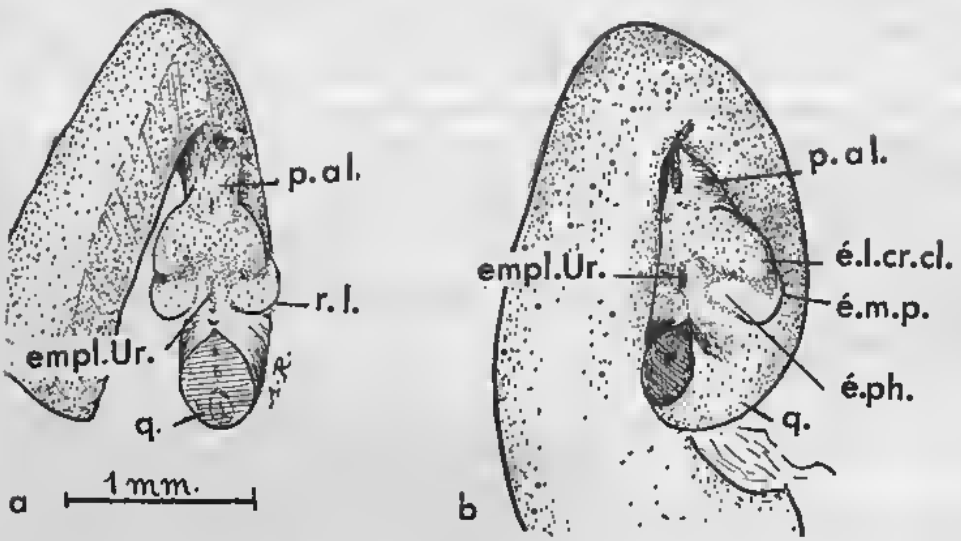


FIG. 2 *a*, *b*

Vue du côté caudal, de la région cloacale d'un embryon d'Orvet de 27 mg. Dans les renflements latéraux du cloaque (r. l.), commencent à se différencier l'ébauche des phallus (é. ph.), du côté médian, et l'ébauche du membre postérieur (é. m. p.), du côté latéral; un peu en avant, les ébauches paires de la lèvre crâniale du cloaque (é. l. cr. cl.) commencent à se soulever. (empl. Ur. : emplacement de l'urodaeum; p. al. : pédicule de l'allantoïde; q. : queue.) (Dessin à la chambre claire, A. Raynaud, 1963 *c*.)

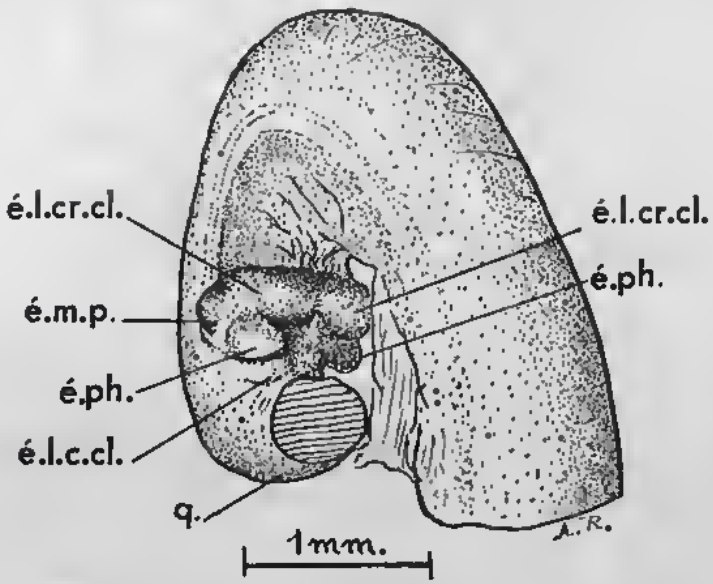


FIG. 3

Vue, du côté caudal, de la région cloacale d'un embryon d'Orvet (E 9 Orv. 419), pesant 40 mg. (Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour la fig. 2.) Les ébauches des phallus, de la lèvre crâniale du cloaque et des membres postérieurs sont réunies en une formation surélevée, continue, qui entoure, latéralement et dorsalement, la dépression proctodaeale.

Source : MNHN, Paris

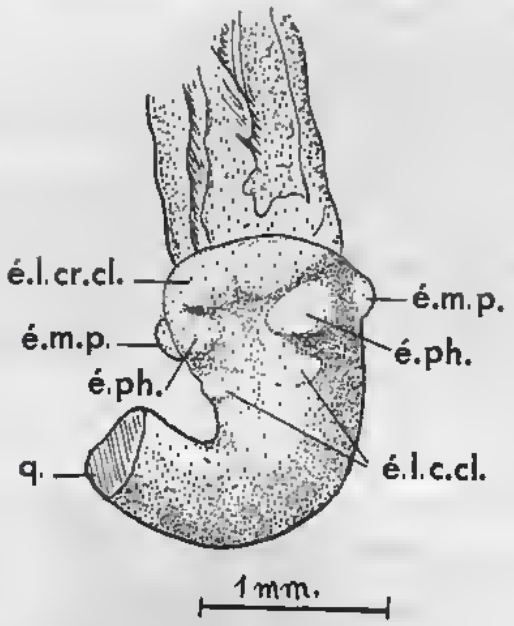


FIG. 4

Région cloacale, en vue ventrale, d'un embryon d'Orvet de 51,6 mg (E 1 Orv. 486); les ébauches phalliques (é. ph.) sont séparées de celles des membres postérieurs (é. m. p.) et se raccordent, par leur bord latéral, à l'ébauche de la lèvre crâniale du cloaque (é. l. cr. cl.) [A. Raynand, 1963 *a*].

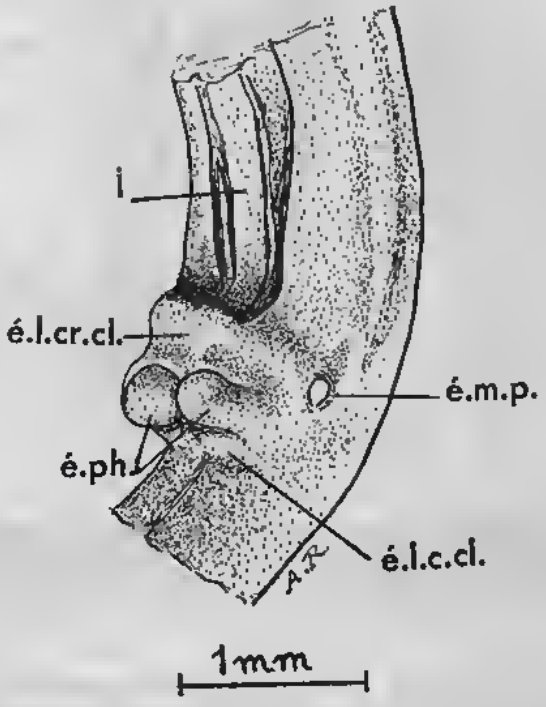


FIG. 5

Vue latérale gauche, de la région cloacale d'un embryon d'Orvet de 68 mg (E 6 Orv. 484); les ébauches paires de la lèvre crâniale, ont fusionné en une lèvre disposée transversalement; les ébauches des phallus sont saillantes; une origine paire est encore reconnaissable dans l'ébauche de la lèvre caudale du cloaque (A. Raynand, 1963 *a*). [Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes.]

Source : MNHN, Paris

du cloaque; cet ensemble de bourrelets, entourant la dépression cloacale centrale, délimite le futur proctodaeum; il est à noter que sur leurs bords latéraux, les ébauches phalliques sont en continuité avec les bords latéraux des ébauches de la lèvre crâniale du cloaque (fig. 3).

A un stade ultérieur (embryons de 70 mg) [fig. 5 du texte], les ébauches paires de la lèvre crâniale du cloaque se sont réunies en un bourrelet impair, disposé transversalement; les ébauches de la lèvre caudale du cloaque sont encore paires, mais plus proéminentes; entre les bords latéraux des ébauches des lèvres crâniale et caudale du cloaque, font saillie les ébauches phalliques, qui se sont allongées et ont pris la forme de bourgeons cylindriques, à extrémité distale renflée.

Chez les embryons du groupe VI, pesant de 80 à 100 mg, la configuration de la région cloacale externe est acquise, dans ses grandes lignes (fig. 6 du texte) : une large lèvre crâniale, transversale et une lèvre caudale plus mince, délimitent, en haut et en bas, le proctodaeum; sur les côtés, intercalées entre les bords latéraux des lèvres, s'élèvent les ébauches phalliques; toutes ces formations entourent la dépression proctodaeale.

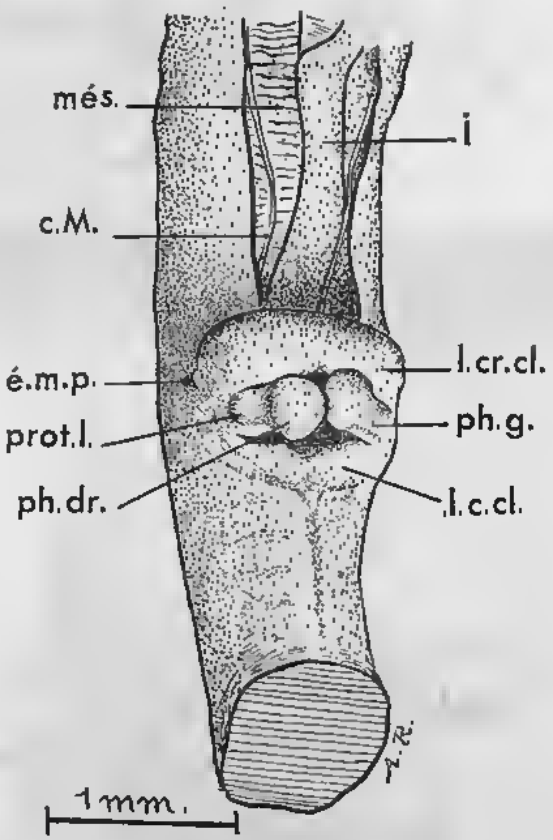


FIG. 6

Région cloacale d'un embryon d'Orvet pesant 83,3 mg; les ébauches phalliques (ph. dr. et ph. g.) sont issues des bords latéraux du cloaque, entre les lèvres crâniale et caudale; une protubérance latérale commence à se former sur la moitié basale de chaque phallus. (Autres lettres, comme dans les figures précédentes.) [A. Raynaud, 1963 c.]

Au cours des stsdes ultérieurs, on assiste à la différenciation des diverses parties de la région cloacale externe : les ébauches phalliques s'allongent, se creusent d'un sillon (spermatique) sur leur paroi médiane (entre les stades de 110 et 140 mg) et acquièrent progressivement leur configuration définitive; les écailles se développent, les ébauches des lèvres du cloaque s'allongent dans le sens transversal et forment les bords, crânial et caudal, du cloaque; le modelage de ces diverses ébauches a été décrit dans un travail antérieur (RAYNAUD A., 1963, *b*);

Source : MNHN, Paris

il est illustré sur les figures 7 à 12 du texte; il suffira de rappeler qu'aux approches du terme de la vie utérine, la configuration du cloaque externe des fœtus d'Orvet est semblable dans les deux sexes (fig. 10, 11 et 12 du texte); d'autre part, on voit, sur ces dessins, que les lèvres crâniale et caudale du cloaque déterminent, sur les côtés latéraux, en se rapprochant l'une de l'autre, une rigole proctodaeale, qui conduit, naturellement, au sillon spermatique de chaque phallus.

La morphologie des phallus des fœtus mâles est semblable à celle des phallus des femelles du même âge et les dimensions de ces organes sont très voisines, dans les deux sexes (A. Raynaud, 1963, *c*); ce fait qui constitue, vraisemblablement, un caractère primitif (Raynaud A. et Raynaud J., 1965) a reçu une explication, sur une base hormonale : nous avons, en effet, montré que les ébauches phalliques de l'embryon d'Orvet étaient peu sensibles à l'action d'une hormone œstrogène; de fortes doses d'œstradiol provoquent seulement un certain retard de leur différenciation et de leur croissance, mais n'inhibent pas leur développement; c'est sans doute, là, une des causes qui fait que les phallus des embryons de sexe femelle se développent pendant toute la vie intra-utérine, suivant le même rythme que celui qui caractérise la croissance des phallus des embryons de sexe mâle. Au contraire, chez les Lézards du genre *Lacerta*, le développement des ébauches phalliques est facilement inhibé par une faible dose d'œstradiol, ce qui explique la réduction des dimensions, puis la régression totale des phallus, chez les fœtus de sexe femelle, de cette espèce.

Enfin, aux approches du terme de la vie intra-utérine, les phallus des fœtus des deux sexes sont rétractés dans des diverticules des bords latéraux du proctodaeum; la région cloacale externe a acquis, ainsi, ses caractères morphologiques essentiels.

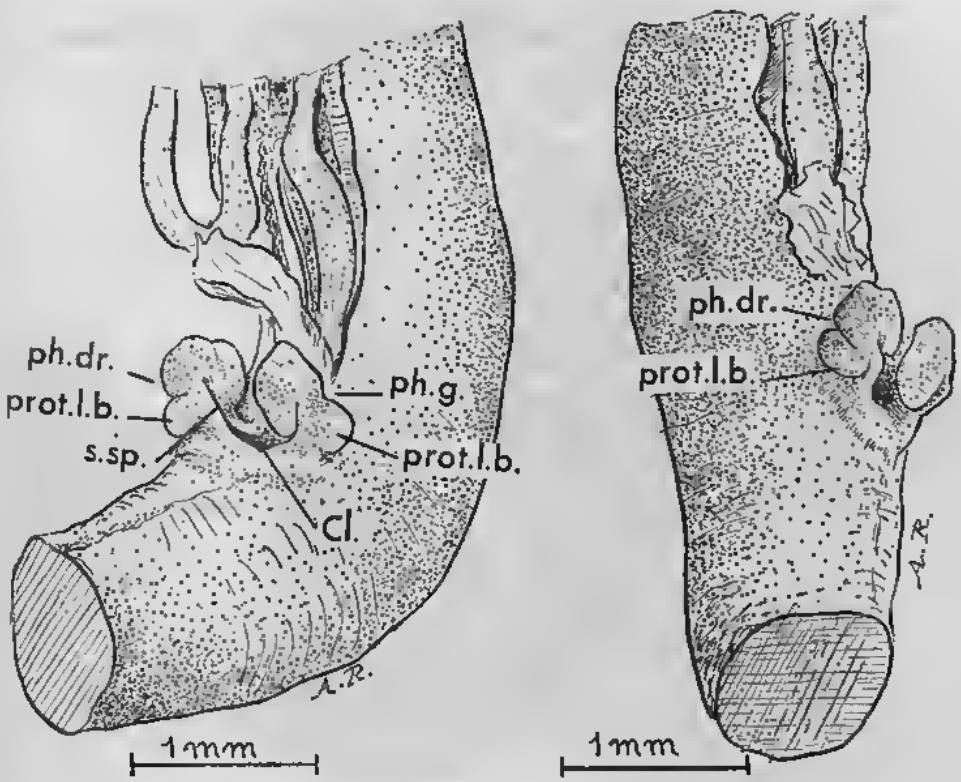


Fig. 7

Région cloacale (en vue caudale, à gauche et en vue latérale droite, à droite) d'un embryon d'Orvet (E 6 Orv. 490) de 120 mg; un sillon spermatique (s. sp.), prolongeant la rigole formée par les parties latérales, rapprochées, des lèvres du cloaque, se forme sur chaque phallus; la protubérance latérale (prot. l. b.) est bien développée sur la partie basale des phallus. (Dessin à la chambre claire; autres lettres comme pour les figures précédentes.)

Source : MNHN, Paris

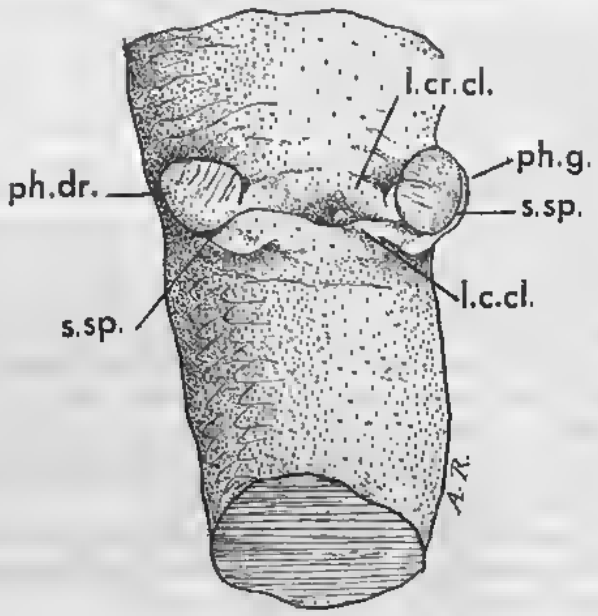


FIG. 8

Région cloacale, en vue ventrale d'un embryon d'Orvet pesant 155,8 mg (E 3 Orv. 427). [Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes.]

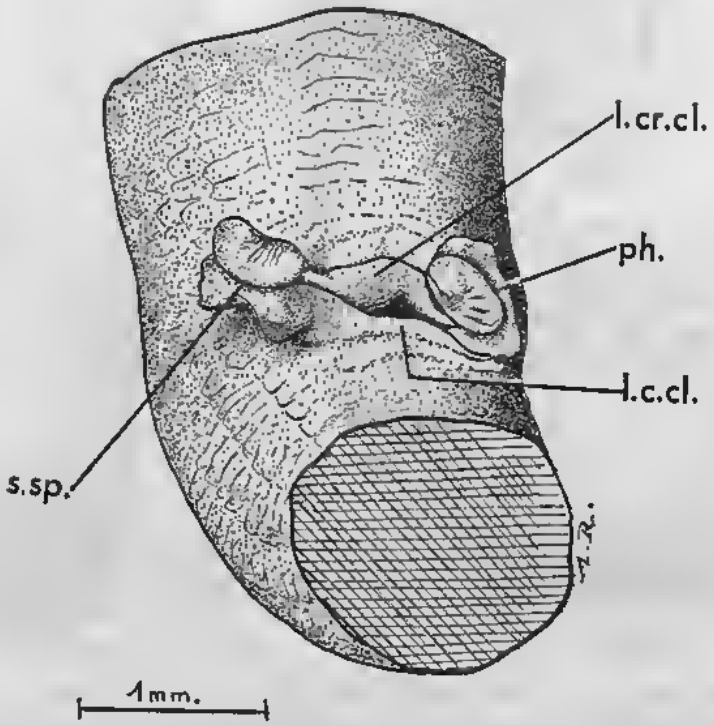


FIG. 9

Région cloacale, vue du côté ventral et caudal, d'un embryon d'Orvet de 220 mg (E 1 Orv. 198); les phallus ont acquis les caractères essentiels de leur morphologie. (Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes.)

Source : MNHN, Paris

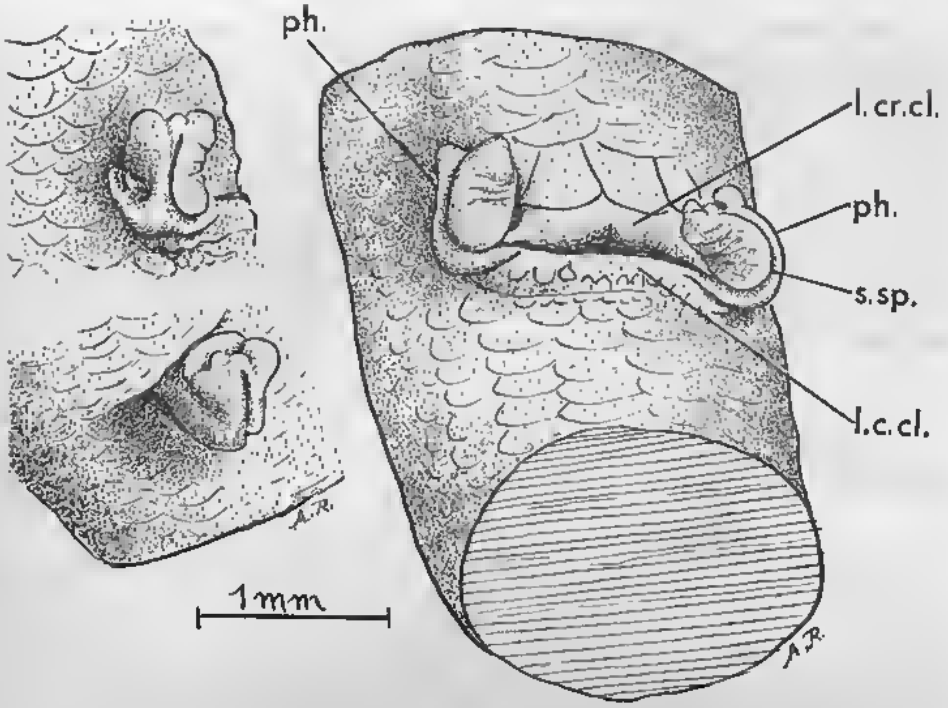


FIG. 10

Région cloacale et phallus d'un embryon d'Orvet de 280 mg, de sexe mâle. A gauche est représenté le phallus droit, vu du côté latéral gauche (en haut) et du côté crânial (en bas); les écailles sont présentes, sur la paroi du corps et la région cloacale a acquis sa morphologie caractéristique. (Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes.)

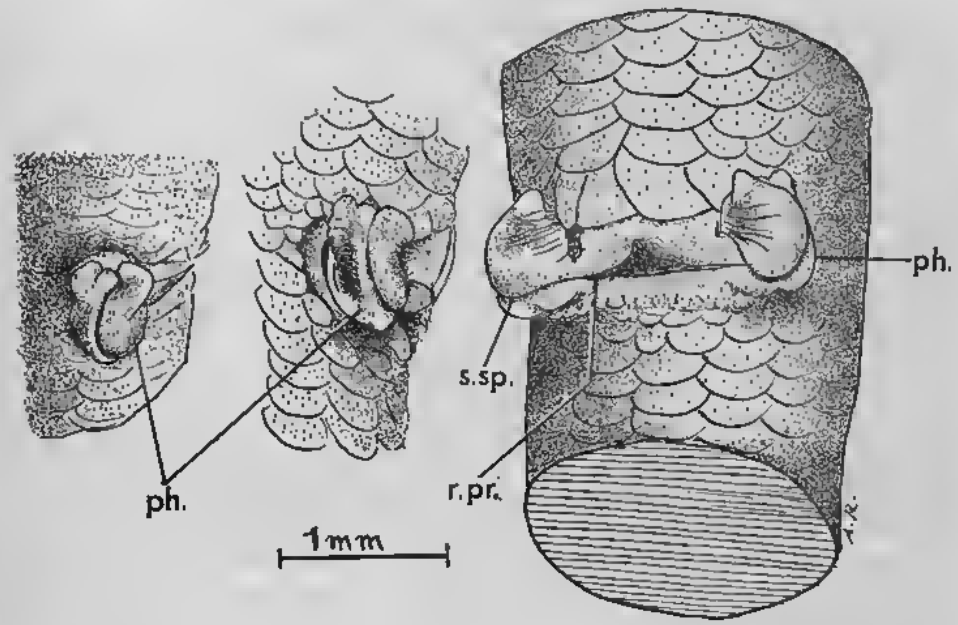


FIG. 11

Région cloacale et phallus d'un embryon d'Orvet de la même portée que le précédent, mais de sexe femelle; sur la gauche de la figure, le phallus droit, vu du côté crânial (à gauche) et du côté latéral droit (au milieu). Région cloacale et phallus de ce fœtus femelle sont semblables à ceux du mâle de la même portée. (Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes; de plus, r. pr. : rigole procto-daeale.)

Source : MNHN, Paris

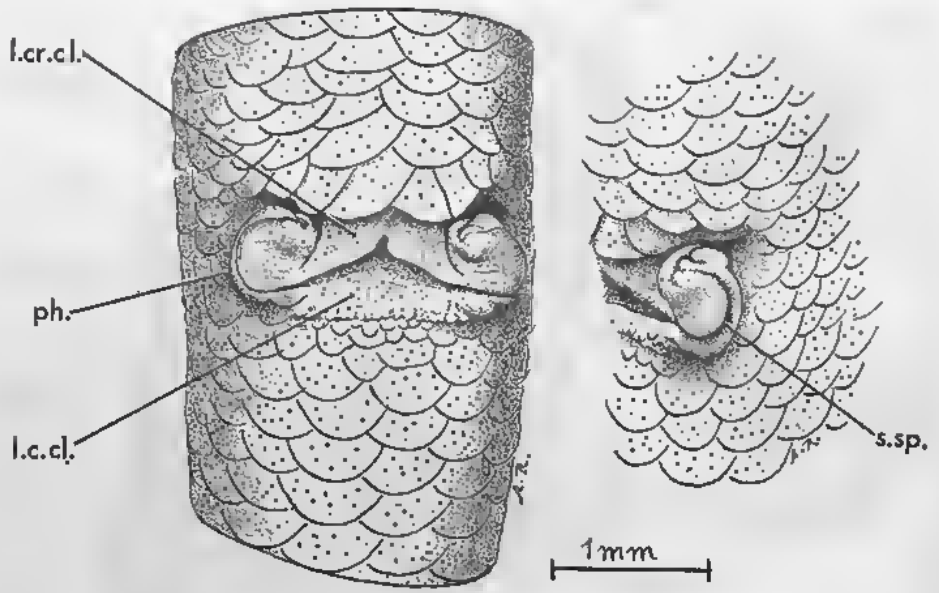


FIG. 12

Région cloacale et phallus (à droite) d'un fœtus d'Orvet de sexe femelle, de 392,8 mg. (Dessin à la chambre claire; mêmes abréviations que pour les figures précédentes.)

b. Étude microscopique du développement du cloaque.

Embryons du groupe I (embryons de 3 à 4 mm de longueur).

Les photographies 1 et 2 des planches I et II reproduisent des sections sagittales d'embryons de ce groupe. L'intestin primitif (int. pr.) est largement ouvert sur le vitellus; mais, en arrière, il est en continuité avec une chambre qui possède une paroi ventrale et que nous désignerons simplement, par le terme de « cul-de-sac postérieur de l'intestin » (c. s. int. post.). L'ébauche de l'allantoïde (all., phot. 2, pl. II) apparaît comme un petit diverticule creux situé sur le bord ventral du cul-de-sac postérieur de l'intestin.

Il existe à ce stade une communication, encore large, entre la partie postérieure du tube nerveux et l'intestin, c'est-à-dire un canal neurentérique (c. n., phot. 1 et 2, pl. I et II) bien net. Sur la photographie 1, on aperçoit l'extrémité caudale (ch.) de la chorde dorsale, insérée dans la paroi antérieure du canal neurentérique, entre le tube nerveux et l'épithélium intestinal. En arrière du canal neurentérique, l'extrémité caudale de l'embryon est constituée par un tissu homogène (l. pr., phot. 1, pl. I) qui représente le reste de la ligne primitive et dans lequel les trois feuillets (épiblaste, mésoblaste et endoblaste) sont réunis en un amas cellulaire indifférencié (bourgeon caudal); ce tissu est bordé caudalement par l'épiblaste qui vient buter contre la base du diverticule allantoïdien, puis se replie et remonte du côté dorsal pour former avec la lame mésodermique correspondante, le capuchon caudal de l'amnios; ces deux lames de l'épiblaste bordent la dépression sous-caudale *.

Examinons plus en détail la structure des parois de ce que nous avons dénommé, ici, le cul-de-sac postérieur de l'intestin : cette chambre (c. s. int. post., phot. 1, pl. I), qui communique par sa partie antérieure (porte intestinale postérieure) avec l'intestin primitif, est limitée du côté ventral par l'épithélium intestinal proprement dit; la paroi qui la ferme en

* Au point de vue de l'embryologie comparée, il est intéressant de constater que la configuration générale de cette région postérieure du corps de l'embryon des Reptiles (Orvet) est tout à fait semblable, à ce stade, à celle de l'embryon des Oiseaux (comparer les photographies 1 et 2, pl. I et II, de ce travail, aux figures 369 et 379, pl. XXIII, de MATHIAS-DUVAL [1889], se rapportant à l'embryon de Poulet).

Source : MNHN, Paris

arrière, caudalement (cette paroi est disposée transversalement sur les photographies 1 et 2, pl. I et II) est formée par un épithélium pluristratifié, élevé, qui ne possède pas de membrane basale et qui est en continuité (phot. 3 et 4 *c*, pl. III et IV) avec les cellules sous-jacentes qui proviennent de la ligne primitive; les noyaux des cellules de cet épithélium sont plus petits, plus allongés que ceux de l'épithélium intestinal; ainsi, l'examen histologique suggère que cette assise épithéliale, qui limite caudalement le cul-de-sac postérieur de l'intestin, et qui est située entre le canal neurentérique et l'allantoïde, a été formée, dans sa partie sagittale médiane, par des cellules de la ligne primitive; sur ses côtés, de part et d'autre de la zone sagittale médiane, des cellules du mésoderme de la ligne primitive semblent s'être incorporées à l'épithélium endodermique primitif. Dans la base de l'ébauche allantoïdienne existe aussi, une certaine hétérogénéité de structure, des noyaux de taille et de formes variées (phot. 3, pl. III, région marquée par une flèche), qui laissent penser que, là également, des cellules issues de la ligne primitive sont présentes *.

Cette chambre intestinale postérieure communique, dans l'angle dorso-caudal, avec le tube nerveux, par le canal neurentérique (c. n., phot. 1, pl. I); sur les bords ventraux de ce canal, l'épithélium est formé également de cellules différentes des cellules intestinales proprement dites et il est possible que sur ces bords, des cellules du neurectoderme de la ligne primitive se soient mêlées à l'épithélium endodermique.

L'étude des sections transversales effectuées chez d'autres embryons de la même portée permet de confirmer la description et les interprétations précédentes : en allant de l'avant vers l'arrière, on trouve d'abord (phot. 4 *a*, pl. IV) la section de l'intestin primitif ouvert ventralement, surmontée par la chorde dorsale et le tube médullaire; puis on voit (phot. 4 *b*, pl. IV) l'intestin communiquer avec l'extrémité caudale du tube nerveux par un large canal neurentérique; en arrière (caudalement) de ce canal, la paroi dorsale du cul-de-sac intestinal postérieur est en continuité avec la ligne primitive et dans la zone médiane, des cellules de la ligne primitive hordent la lumière du cul-de-sac (phot. 4 *c*, pl. IV); enfin, tout à fait en arrière, le cul-de-sac intestinal postérieur se prolonge par un diverticule qui représente l'ébauche de l'allantoïde; et, dans une grande partie de la paroi dorsale de ce diverticule (région qui constituera plus tard la base ventrale de l'allantoïde), des cellules de la ligne primitive sont présentes (phot. 4 *d*, pl. IV).

Quelques réactions histochimiques ont été effectuées à ce stade; la coloration Unna-Brachet montre que les cellules constituant la voûte dorsale et postérieure du cul-de-sac intestinal postérieur sont, dans leur partie apicale, plus riches en ribonucléines que celles qui constituent la paroi ventrale du cul-de-sac; après la réaction à l'APS, on trouve des granules donnant une réaction positive à l'APS dans les cellules épithéliales de ce cul-de-sac; ils rappellent ceux qui existent dans l'endoderme vitellin; il existe aussi de petites sphérules donnant une réscton positive à l'APS dans les cellules de la ligne primitive.

Ainsi, l'étude histologique des embryons de ce stade (embryons de 3 à 4 mm de longueur) montre que les épithéliums qui limitent le cul-de-sac intestinal postérieur diffèrent dans leur mode de formation et leur structure : tandis que la paroi ventrale, les parois latérales et une partie de la paroi dorsale sont constituées par la paroi de l'intestin primitif, la zone médiane de la paroi caudale du cul-de-sac, est formée par les cellules de la ligne primitive et, sur ses bords latéraux, cette paroi possède une constitution hétérogène; il en est de même d'une partie de la paroi dorsale située de part et d'autre du canal neurentérique; il semble que les cellules de la ligne primitive sont également présentes dans la paroi de la base ventrale de l'allantoïde.

Ajoutons qu'à ce stade, les canaux de WOLFF s'étendent très en arrière dans l'extrémité postérieure de l'embryon : leurs extrémités caudales sont visibles sous forme d'étroits cordons cellulaires qui descendent longitudinalement sur les bords latéraux du corps, entre le mésoderme latéral et l'épiblaste; ils se terminent à hauteur du canal neurentérique ou parfois même, caudalement par rapport à ce canal, à hauteur de l'amas cellulaire indifférencié de la ligne primitive. Ils n'entrent pas en rapport avec le cul-de-sac postérieur de l'intestin.

* En fait, dès les premiers stades de la formation de l'ébauche allantoïdienne, alors que cette ébauche se trouve encore placée dans le prolongement du cul-de-sac intestinal postérieur, l'examen histologique montre l'existence d'une discontinuité épithéliale, à la base de l'allantoïde : en ce point aboutit l'extrémité postérieure du cordon latéral de cellules mésodermiques; les photographies 5 et 6 montrent qu'à des stades un peu plus avancés du développement, le mésoderme de la ligne primitive a pénétré, là, à la base ventrale du bourgeon allantoïdien.

Source : MNHN, Paris

Embryons du groupe II (mesurant de 4 à 5 mm de longueur).

Ces embryons sont un peu plus développés que ceux du groupe précédent; l'ébauche allantoïdienne s'est allongée et forme maintenant un petit sac de 0,3 à 0,7 mm de longueur; l'extrémité caudale s'est allongée en se courbant du côté gauche, dans un plan perpendiculaire au plan sagittal de l'embryon.

La porte intestinale postérieure conduit dans le cul-de-sac intestinal postérieur (phot. 5 et 6, pl. V et VI); celui-ci possède un épithélium cylindrique pseudo-stratifié, plus élevé que celui de l'intestin; sur son bord ventral s'ouvre l'allantoïde, dont l'axe forme un angle de 45° à 90° avec l'axe cranio-caudal de l'embryon; l'épithélium allantoïdien est cylindrique, élevé, en disposition pseudo-stratifiée; il diffère légèrement de celui du cul-de-sac intestinal postérieur; il est entouré d'assises mésodermiques parcourues par des vaisseaux; juste au-dessous du point de réunion de l'allantoïde et de l'intestin postérieur, l'épithlaste ne vient plus au contact de l'épithélium intestinal, mais il en est séparé (phot. 6 et 7 *b*, pl. VI et VIII) par un amas de cellules indifférenciées qui paraissent provenir de l'extrémité crâniale de l'amas cellulaire de la ligne primitive; et ces cellules paraissent former un petit amas saillant dans la paroi de la base ventrale de l'allantoïde (phot. 5 *a* et 6, pl. V et VI); d'autre part, le repli épiblastique (qui limite la dépression sous-caudale) entre, dans cette région, en dégénérescence; l'épithélium contient d'innombrables pycnoses (phot. 7 *b*, pl. VIII). Ainsi, dès ce stade, le contact direct, ecto-endodermique, qui existait au stade précédent a disparu, des capillaires et une couche de cellules mésodermiques s'étant interposés entre l'épithlaste et la paroi du cul-de-sac intestinal postérieur.

Chez les embryons les plus développés de ce groupe, le cul-de-sac intestinal postérieur s'est allongé et fortement étiré dans sa partie postérieure; il a pris (phot. 7 *a*, pl. VII) la forme d'un conduit cylindrique étroit qui s'étend jusqu'au bourgeon caudal; la masse des cellules de la ligne primitive, placée antérieurement sur le bord caudal du cul-de-sac intestinal, s'étend maintenant sur le bord ventral de l'intestin postérieur et elles sont en continuité avec l'épithélium, dans la partie la plus postérieure de ce conduit. A son extrémité caudale, l'intestin postérieur communique avec l'extrémité postérieure du tube médullaire, par le canal neurentérique qui a donc subi un déplacement en direction caudale.

Chez les embryons de ce deuxième groupe, les canaux de WOLFF s'étendent encore très en arrière : au point où se termine le cœlome interne, ils se courbent fortement, passent à proximité du bord caudal de l'épiblaste, se rapprochent du plan médian et remontent vers le côté ventral, pour venir se fixer sur les bords latéraux du cul-de-sac intestinal postérieur, de part et d'autre de la base de l'allantoïde.

Chez les embryons les plus développés de ce groupe (Orv. 720), les extrémités caudales des canaux de WOLFF sont entrées en dégénérescence, à hauteur de la partie la plus postérieure du cœlome interne; sur cette partie de leur trajet, elles présentent de très nombreuses pycnoses; dans cette région, là où elles sont appliquées contre la paroi dorsale de l'épithélium cœlomique, cet épithélium présente lui-même de nombreuses granulations de dégénérescence. Ces parties caudales, en dégénérescence, des canaux de WOLFF sont appliquées contre les parois dorso-latérales de la future ébauche cloacale, mais sur cette partie terminale de leur trajet leur état est variable : on retrouve parfois leur extrémité tout à fait caudale fixée, comme auparavant, sur le bord antérieur de la chambre cloacale, mais la portion sub-terminale du canal est, dans quelques cas, déjà attachée à la paroi latéro-dorsale du cloaque.

Chez les embryons de ce groupe, l'épithélium de l'intestin postérieur, dans la future région cloacale, est pseudo-stratifié, formé de hautes cellules à cytoplasme fortement teinté par les colorants basiques; l'épithélium allantoïdien est semblable à celui-ci, mais le cytoplasme de ses cellules présente des zones claires assez nombreuses; un matériel donnant une réaction positive à l'APS est présent, sous forme de granulations, dans les cellules de l'épithélium allantoïdien et dans les cellules épithéliales de la portion supérieure de la future région cloacale; on le trouve parfois accumulé en flaques, à la partie basale, ou à la partie apicale des cellules.

Une particularité curieuse observée à ce stade réside en la présence de nombreuses inclusions nucléaires (phot. 8 *a-c*, pl. IX) dans les cellules du tissu de la ligne primitive; ces inclusions rappellent celles provoquées, dans les glandes salivaires et divers organes des Rongeurs, par le virus cytomégalique; mais, ici, les étapes cytologiques qui conduisent à la formation de l'inclusion sont différentes de celles observées dans l'inclusion virale; s'agit-il d'un mode particulier de dégénérescence cellulaire? Ce phénomène fait l'objet d'une étude spéciale.

Source : MNHN, Paris

Embryons du groupe III (mesurant de 4,5 à 5,5 mm de longueur).

Chez ces embryons, la queue est délimitée par une nette constriction, à la partie postérieure du tronc et elle s'est allongée; elle se dirige d'abord vers le côté gauche de l'embryon, puis se recourbant sur elle-même, elle revient du côté droit, décrivant, ainsi, une courbe située dans un plan qui est presque perpendiculaire au plan sagittal de l'embryon. Le bourgeon allantoïdien est visible extérieurement, sous forme d'une petite sphère de 0,5 mm de diamètre ou d'un sac plus allongé (0,5 à 0,8 mm de longueur).

Ce stade est important pour la formation de la future région cloacale; la partie de l'intestin postérieur qui s'est constituée par étirement du cul-de-sac postérieur s'est allongée et elle va maintenant se scinder au-dessous du point où l'allantoïde s'ouvre dans ce qui va devenir l'urodaeum; un tronçon de l'intestin postérieur situé au-dessous du plan de séparation dégénérera; le restant formera l'intestin caudal; d'autre part, les points d'abouchement des canaux de Wolff changent de position et les esnaux entrent maintenant en relation avec la future chambre urodaeale.

L'étude des sections histologiques apporte les précisions suivantes :

Chez les plus jeunes embryons de ce groupe, l'intestin postérieur n'est pas encore scindé; cependant, une constriction située à hauteur de la base de la queue marque le lieu où s'effectuera la scission. Les photographies 9 *a*, *b*, *c*, pl. X., reproduisent trois sections transversales dans la région postérieure du corps d'un embryon de ce groupe : dans la coupe de la photographie 9 *a*, pl. X, on distingue, de droite à gauche, l'extrémité de la queue (sur cette section transversale, on voit le esnal neurentérique faisant communiquer mœlle et intestin caudal), l'allantoïde, l'intestin, le corps de l'embryon; sur la photographie 9 *b*, pl. X, l'allantoïde se réunit à l'intestin postérieur et sur la photographie 9 *c*, pl. X, qui passe par la base ventrale de la queue, on aperçoit le départ de l'intestin caudal (int. c.) et la large chambre qui provient de la réunion de l'allantoïde avec la cavité qui a été désignée jusqu'à présent par le terme de « cul-de-sac intestinal postérieur ». Cette chambre formera plus tard l'urodaeum; mais, comme elle n'est pas encore complètement délimitée sur toutes ses faces, nous la désignerons provisoirement par le terme de « chambre cloacale » (c. cl.).

Au niveau où la chambre cloacale communique encore avec l'intestin caudal, autour de l'orifice de communication, on observe de très nombreuses cellules en pycnose; elles sont situées dans divers tissus : tout d'abord dans les parois de la chambre cloacale situées autour de l'orifice de communication; puis dans les parties des canaux de Wolff qui sont reliées, à ce niveau, à la chambre cloacale; ensuite, dans la partie de la splanchnopleure limitant la région postérieure du coelome interne et qui est contiguë à la paroi de la partie la plus postérieure de la chambre cloacale (pbot. 10, pl. XI); enfin, de nombreuses pycnoses s'observent dans la partie du tissu de la ligne primitive qui borde la région de l'intestin caudal située à hauteur de la base de la queue; le restant du tissu de la ligne primitive accolé au bord ventral de l'intestin postérieur ne présente pas de pycnoses ou elles y sont rares, mais l'ectoblaste situé en avant de lui (ventralement) dégénère près de la charnière ventrale de la base de la queue.

Chez les embryons les plus développés de ce troisième groupe, on assiste à la régression de l'intestin caudal : juste au-dessous de la chambre cloacale, définie plus haut comme la future chambre urodaeale, les cellules intestinales commencent à dégénérer (pbot. 11, pl. XII); cette dégénérescence s'étend sur une assez grande longueur de l'intestin, dans la queue; et à mi-longueur de cette dernière, un segment de l'intestin est déjà oblitéré, réduit à un amas de cellules pycnotiques en résorption, alors que la partie immédiatement supérieure de l'intestin caudal est encore bien constituée (bien que des pycnoses soient présentes dans l'épithélium). L'examen histologique de 6 embryons, à ce stade, conduit à se demander si ce ne serait pas le tissu de la ligne primitive — qui bordait à ce stade l'intestin caudal sur son côté ventral — qui dégénérerait le premier et provoquerait ensuite la dégénérescence de l'épithélium de l'intestin esudal; les parties esudales en dégénérescence des canaux Wolff sont englobées dans ce tissu de la ligne primitive, mais il est difficile d'identifier avec certitude les différents constituants présents dans cet amas cellulaire en dégénérescence.

La partie crâniale du tronçon d'intestin caudal qui dégénère est située un peu au-dessous de la base ventrale de l'allantoïde, approximativement à hauteur du niveau auquel l'épiblaste bordant la paroi ventrale de la queue se replie sur lui-même et remonte le long du bourgeon caudal pour passer en l'amnios qui va former le espuchon amniotique caudal; ce niveau est indiqué par une flèche sur la photographie 7 *a*, de la planche VII.

Source : MNHN, Paris

Le stade du développement de l'embryon, auquel se produit la dégénérescence de l'intestin caudal est le suivant : l'embryon, qui n'est pas encore pigmenté, mesure (après fixation) 5 mm de longueur (distance courbure cervicale - courbure caudale); l'œil n'est pas pigmenté; le bourgeon maxillaire supérieur atteint le bord interne de l'œil; le creux olfactif a la forme d'une cupule hémisphérique; en arrière de l'arc hyoïdien, on distingue deux autres arcs branchiaux; il existe une ébauche encore peu marquée (simple soulèvement de la paroi du corps) des membres antérieurs; le bourgeon allantoïdien mesure 0,5 mm de longueur. L'intestin caudal a presque totalement dégénéré chez les embryons du groupe suivant, qui ont la même longueur que ceux-ci, mais sont un peu plus développés : chez eux, l'œil commence à se pigmenter, l'extrémité du bourgeon maxillaire supérieur arrive à hauteur de la partie médiane de l'œil, le bourgeon allantoïdien atteint 1,5 à 1,8 mm de longueur.

A ce stade, auquel l'intestin caudal dégénère, il n'existe pas de contact ecto-endodermique, sur le bord ventral de la chambre urodaeale; cette paroi est bordée par des travées de cellules mésodermiques parcourues par des capillaires; à un niveau un peu plus caudal se trouve le repli épiblastique limitant la dépression sous-caudale; sous-jacentes à ce repli existent quelques cellules mésodermiques de la ligne primitive, interposées entre l'épiblaste et le tronçon crânial en dégénérescence de l'intestin caudal.

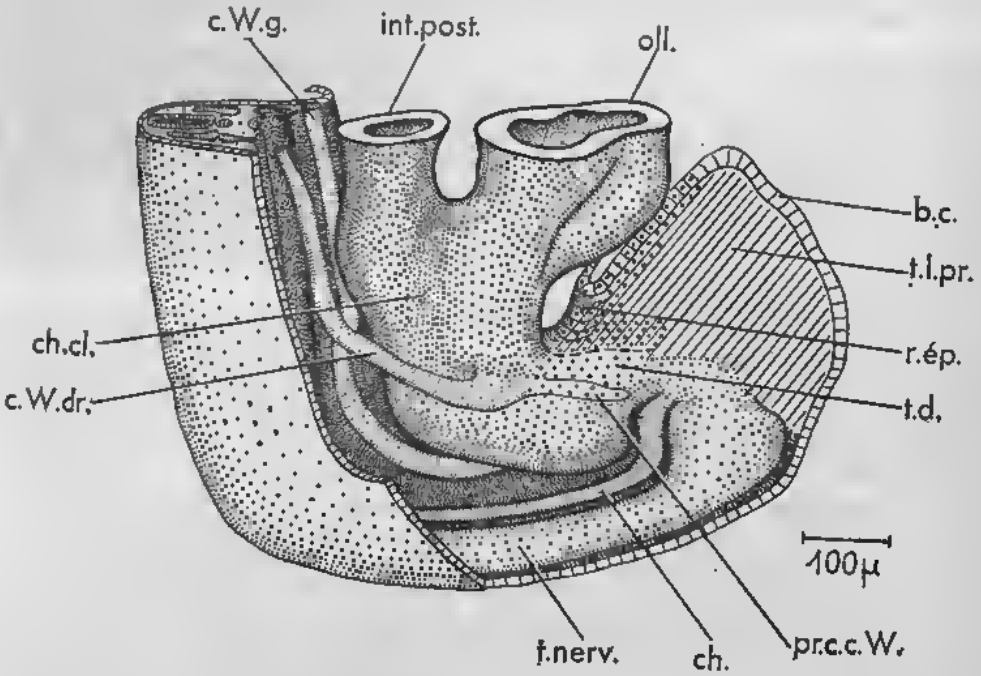


Fig. 13

Reconstitution graphique de la région postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 4,8 mm de longueur (E 2 Orv. 263), appartenant au groupe III. La chambre cloacale (ch. cl.) est encore en relation avec l'intestin caudal, mais à la base de la queue, les cellules de ce dernier, ainsi que les cellules du tissu indifférencié de la ligne primitive (t. l. pr.) et du repli de l'épiblaste (r. ép.), sont entrées en dégénérescence (t. d. : tissus en dégénérescence). Les canaux de Wolff (c. W.) s'ouvrent latéro-ventralement dans la chambre cloacale, au-dessous du pédicule de l'allantoïde (all.); ils sont prolongés caudalement (pr. c. c. W.) par une languette tissulaire en dégénérescence qui représente leur reste caudal. (b. c. : bourgeon caudal; ch. : chorde; c. W. dr. : canal de Wolff droit; c. W. g. : canal de Wolff gauche; int. post. : intestin postérieur; t. nerv. : tube nerveux.) [Gr. = 105.]

A la suite des remaniements qui viennent d'être décrits, les canaux de Wolff sont maintenant fixés (phot. 12, pl. XII) sur les parois dorso-latérales du cul-de-sac intestinal postérieur, qui devient, à ce stade, chambre cloacale (urodaeale); ils atteignent cette chambre à un niveau situé

Source : MNHN, Paris

un peu plus caudalement que le niveau auquel l'allantoïde se réunit avec la chambre; ils communiquent, en général, avec la chambre cloacale, par une fente étroite; et, avant ce point de réunion, ils sont parfois dilatés; au-dessous du point de jonction, on trouve des restes de leurs parties caudales accolées ou fusionnées aux parois latérales de la chambre cloacale.

Ainsi, à ce stade (embryons de 4,5 à 5,5 mm de longueur), une chambre cloacale, dérivant d'une partie du cul-de-sac intestinal postérieur commence à se délimiter : elle s'étend depuis le niveau auquel l'allantoïde s'ouvre dans le cul-de-sac intestinal postérieur jusqu'au niveau auquel l'intestin postérieur a dégénéré; elle a acquis, ainsi, une limite caudale. Les canaux de Wolff s'ouvrent d'abord sur ses parois latérales puis sur ses parois dorso-latérales (phot. 12, pl. XII). Cette chambre, ainsi définie, représente l'ébauche de l'urodaeum.

La figure 13 du texte est une reconstruction de la région postérieure du corps d'un des plus jeunes embryons de ce groupe; l'intestin n'est pas encore scindé à hauteur de la base de la queue, mais, déjà de nombreuses cellules sont entrées en dégénérescence (pointillé, t.d.) dans cette région, prélude à la résorption du segment intestinal qui s'y trouve. La paroi ventrale de l'intestin postérieur et caudal est en continuité avec un tissu indifférencié (t. l. pr.) provenant de la ligne primitive, tissu qui s'étend dans le bourgeon caudal (b.c.). Cette reconstruction met en évidence la position du lieu de jonction du canal de Wolff avec la paroi latérale de la chambre cloacale; ce lieu se situe assez ventralement, au-dessous du pédicule de l'allantoïde; on aperçoit, sur ce dessin, une languette tissulaire (pr. c. c. W.) qui prolonge, en arrière, le canal de Wolff; c'est le reste de la partie caudale, en dégénérescence, du canal de Wolff.

Embryons du groupe IV (mesurant de 5 à 7 mm de longueur).

Chez les embryons de ce groupe, la chambre cloacale (le futur urodaeum) s'est agrandie et a pris une forme cylindrique, comme le montrent les reconstructions 14 à 16 du texte; sur la figure 14 du texte, l'ébauche du cloaque est représentée en place dans la partie postérieure du

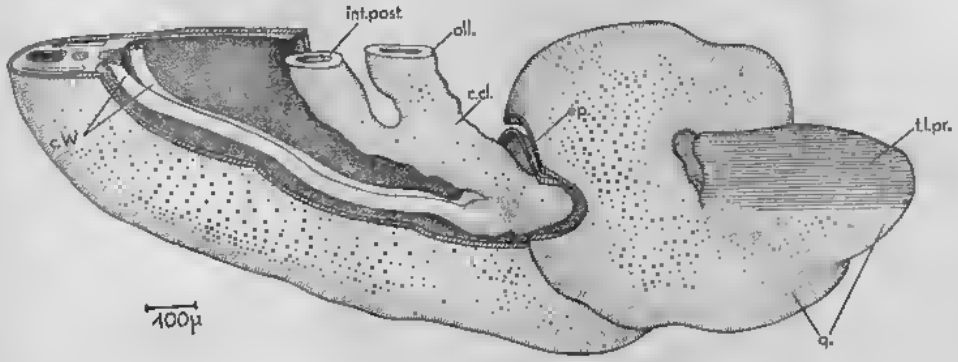


FIG. 14

Reconstitution graphique de la région postérieure du corps d'un embryon de 6 mm de longueur, dont le bourgeon allantoïdien mesurait 1,8 mm de longueur (E 8 Orv. 345), appartenant au groupe IV. La chambre cloacale (c. cl.), délimitée crânialement par l'intestin postérieur (int. post.) et l'allantoïde (all.) s'est allongée dans le sens crânio-caudal et a pris une forme cylindrique; les canaux de Wolff (c. W.) s'y ouvrent caudalement, sur son bord dorsal; l'intestin caudal a dégénéré. L'épiblaste (ép.) se reforme sur son bord ventral mais n'est pas accolé à son épithélium (entre eux existent une à trois assises de cellules mésoblastiques, non représentées sur la figure). [q. : queue; t. l. pr. : tissu de la ligne primitive.] (Gr. = 60.)

corps de l'embryon; l'intestin et l'allantoïde s'ouvrent à sa partie supérieure (crâniale), les conduits de Wolff à sa partie postérieure; les figures 15 et 16 du texte, montrent la chambre cloacale isolée, en vue latérale et en vue dorsale. L'étude histologique montre que ses parois sont formées (phot. 13 et 14, pl. XIII) de hautes cellules cylindriques en disposition pseudostratifiée; dans la paroi dorsale et les parois latérales, ces cellules présentent des zones claires plus

Source : MNHN, Paris

larges et plus fréquentes que dans la paroi ventrale, mais toutes les cellules épithéliales de la chambre cloacale contiennent un abondant matériel donnant une réaction positive à l'APS. A la paroi caudale de cette chambre est encore appendu, chez les plus jeunes embryons, un tronçon d'intestin caudal, formé de cellules en dégénérescence; chez certains d'entre eux, ce tronçon d'intestin est encastré dans l'épithélium de la paroi caudale (phot. 15, pl. XIV)*; chez d'autres, il est simplement accolé à la paroi; il a disparu chez les embryons les plus âgés de ce groupe.

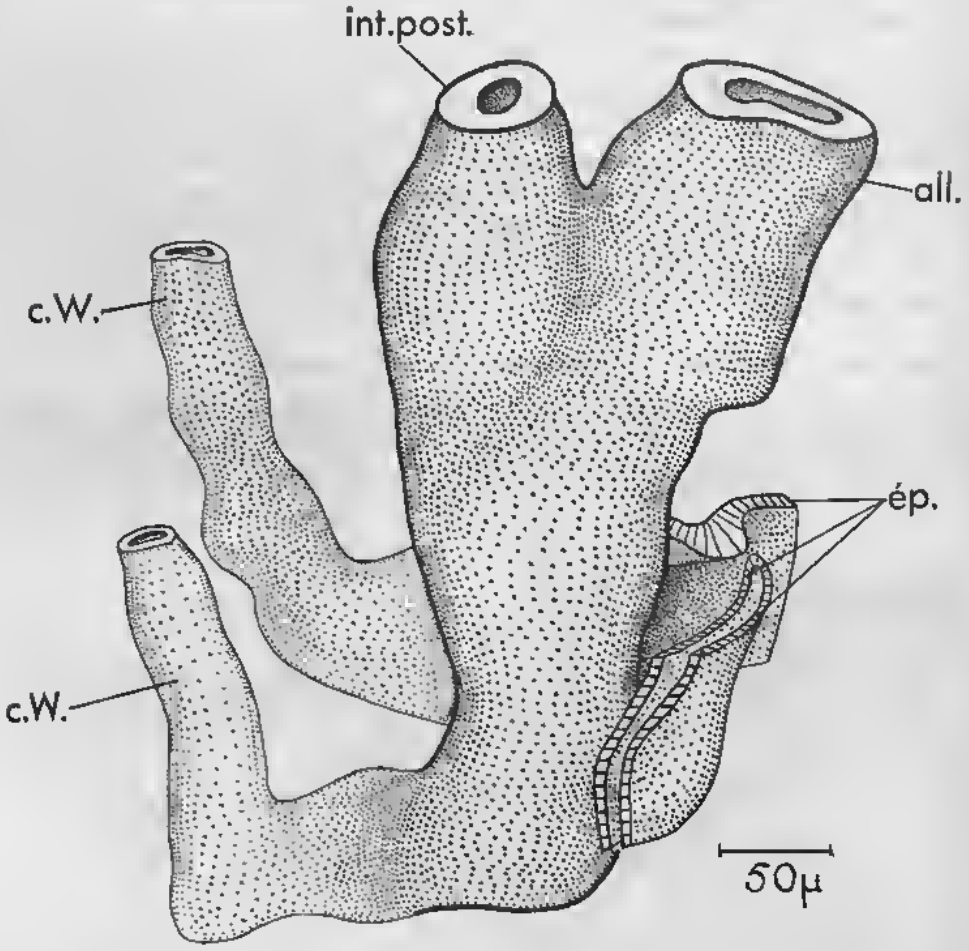


FIG. 15

Reconstitution graphique, en vue latérale, du cloaque d'un embryon du groupe IV, mesurant 5,5 mm de longueur (E 9 Orv. 345). [Mêmes abréviations que pour les fig. 13 et 14.] (Gr. = 270.)

Chez les plus développés des embryons de ce groupe, la chambre cloacale (fig. 17 à 19 du texte) a conservé une configuration semblable à celle des embryons plus jeunes; cependant, la paroi caudale de l'urodaeum présente, de part et d'autre de la ligne sagittale médiane, deux renflements convexes caudalement, qui n'existaient pas ches les embryons plus jeunes.

Les canaux de Wolff s'ouvrent dans la partie postérieure de la chambre cloacale, sur ses

* Nous n'avons pn suivre les stades immédiatement ultérieurs de la dégénérescence de ce tronçon d'intestin caudal; mais, étant donné sa localisation, il est possible que sa régression entraîne la formation, dans la paroi candale de l'urodaeum, d'une brèche, d'existence temporaire, qui serait l'homologue de la fenêtre cloacale décrite par BOYDEN E. A. (1922) chez l'embryon d'Oiseau [comparer notre photographie 15 avec la figure 20 de BOYDEN E. A. (1922) : fenêtre cloacale d'un embryon de Poulet âgé de 3 jours 4 heures].

Source : MNHN, Paris

bords dorso-latéraux; chez les embryons les plus jeunes, il est facile de distinguer l'épithélium du canal de Wolff de celui de la paroi cloacale : les cellules du canal de Wolff sont cubiques, possèdent un noyau ovoïde ou aphérique et un cytoplasme uniformément teinté par les colorants basiques, dépourvu de zones claires; les cellules cloacales sont cylindriques, en disposition pluristratifiée et leur cytoplasme présente, en général, une zone claire assez étendue (après fixation au mélange de Bouin ou de Zenker); mais, chez les embryons les plus développés de ce groupe, cette distinction devient difficile, parfois incertaine; en effet, le canal de Wolff présente une dilatation dans as partie terminale et cette région élargie (ch. W., phot. 16, pl. XV) s'ouvre dans les parties latéro-dorsales, étirées, de la chambre cloacale; ces dilatations et étirements modifient l'aspect des assises épithéliales et rendent difficile, ou aléatoire, l'identi-

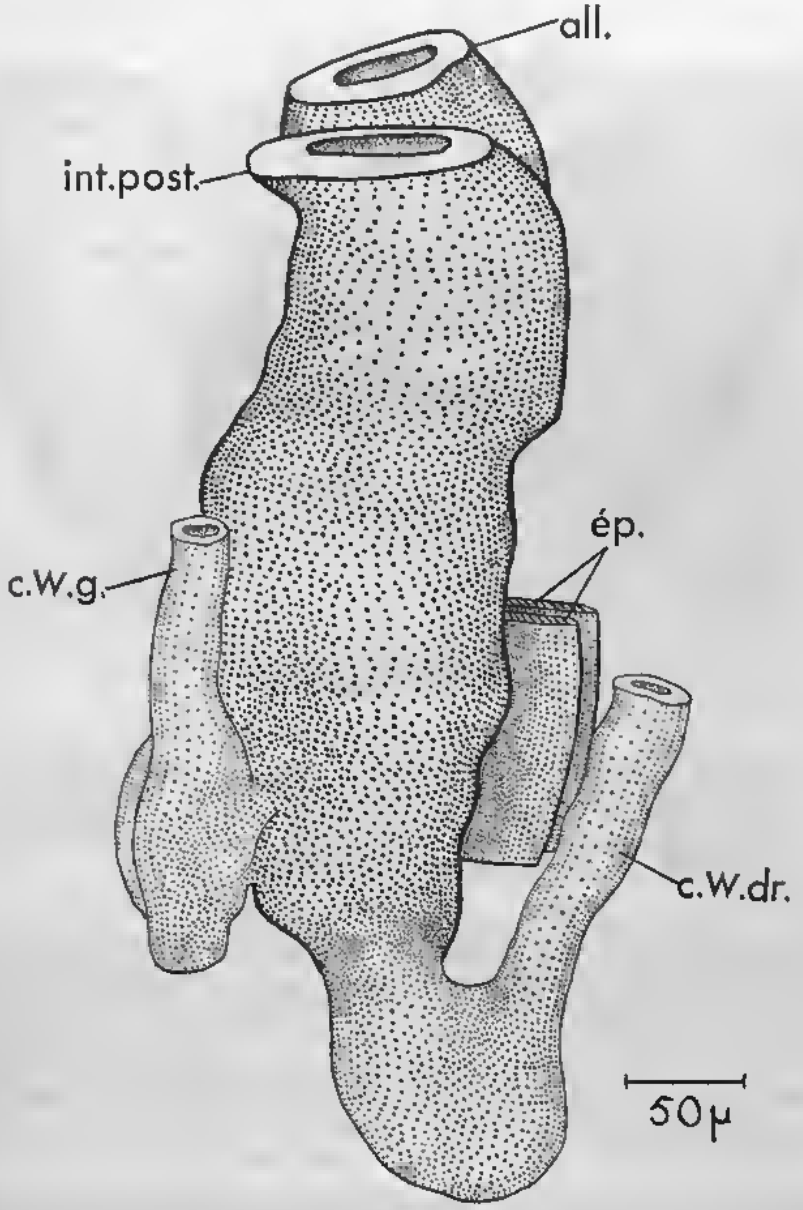


FIG. 16

Reconstitution graphique, en vue dorsale, du cloaque de l'embryon représenté sur la figure 15. (Mêmes abréviations.) [Gr. = 300.]

Source : MNHN, Paris

fication des épithéliums. La réaction à l'APS peut apporter un élément de discrimination, car les cellules de l'épithélium urodaeal sont très riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS; mais il existe également des granulations donnant une réaction positive à l'APS dans le cytoplasme des cellules du canal de Wolff; et bien que ces cellules soient moins riches en ce matériel que les cellules cloacales, il ne s'agit que de différences quantitatives et une incertitude peut persister. Chez un certain nombre d'embryons, les extrémités caudales des canaux de Wolff sont accolées sur une certaine longueur aux bords latéro-dorsaux du cloaque et il semble que, dans ce cas, des cellules wolffiennes puissent s'incorporer à la paroi cloacale; en tout cas, on trouve souvent, accolés extérieurement aux parois latérales et latéro-ventrale de l'urodaeum, des groupes de cellules à gros noyaux qui semblent représenter des restes des extrémités caudales des canaux de Wolff*.

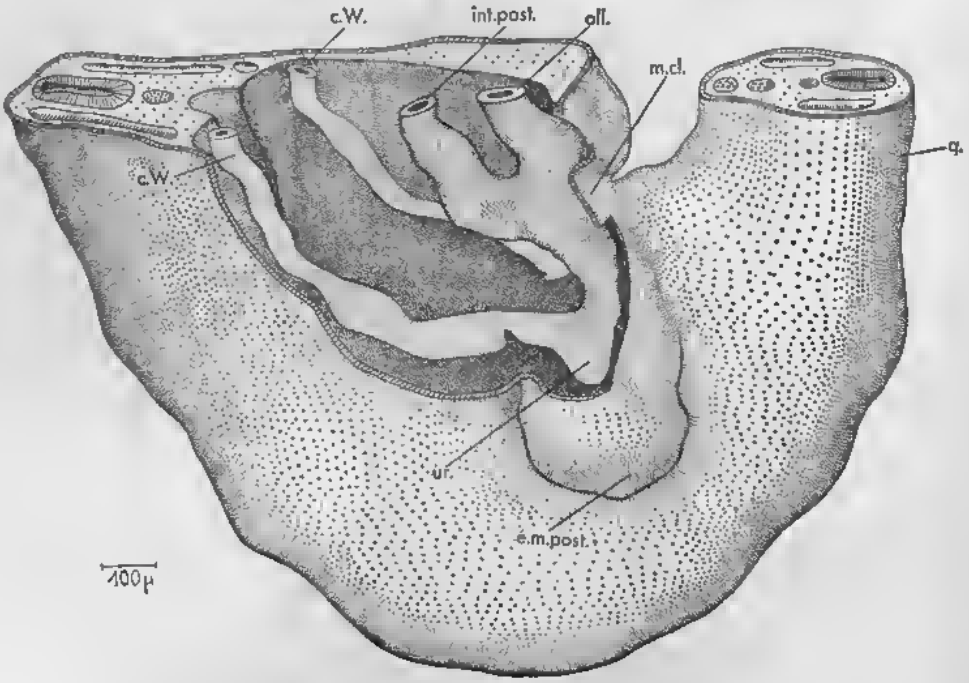


FIG. 17

Reconstitution graphique *in situ*, du cloaque d'un embryon de 6 mm de longueur (E 8 Orv. 411) dont l'allantoïde forme un sac de 5,5 mm de diamètre. La paroi dorsale de la partie subterminale du canal de Wolff (c. W.) émet un diverticule qui représente le bourgeon de l'uretère (ur.). [é. m. post. : ébauche du membre postérieur; m. cl. : emplacement de la membrane cloacale; q. : queue.] (Gr. = 66.)

Ajoutons que c'est chez les embryons de ce groupe que se forme le bourgeon de l'uretère. Sa première indication apparaît sous forme d'un très court diverticule de la paroi dorsale de la partie sub-terminale du canal de Wolff, chez les embryons de 6 mm de longueur**. Chez les embryons les plus âgés de ce groupe (embryons pesant de 25 à 28 mg), le bourgeon uretéral s'est allongé en s'enfonçant en direction dorso-caudale, dans un plan perpendiculaire au trajet de la portion du canal de Wolff dont il est issu; il est visible sur les reconstructions des figures 17, 18, 19 du texte.

* Nous nous demandons si ces groupes de cellules wolffiennes ne pourraient pas correspondre aux nombreux petits diverticules que BOYDEN E. A. a observés sur les parois cloacales de l'embryon de Poulet de 62 heures et qu'il avait interprétés comme des formations d'origine cloacale, dont l'apparition serait induite par les extrémités caudales des canaux de Wolff.

** Chez ces embryons, le bourgeon maxillaire supérieur arrive à hauteur du bord antérieur de l'œil; l'allantoïde forme un petit sac de 3,5 mm de longueur, recouvrant en grande partie, la tête de l'embryon.

Source : MNHN, Paris

La constitution de la membrane cloacale est intéressante à observer à ce stade. Chez les plus jeunes embryons de ce groupe, on constate que le repli de l'épiblaste, à la base de la dépression sous-caudale, arrive au contact du segment proximal, en dégénérescence, de l'intestin caudal (phot. 15, pl. XIV); crânialement par rapport à ce point, il n'y a plus de contact endo-épiblastique : la paroi ventrale de la chambre urodaeale est bordée par des assises de cellules mésodermiques (phot. 12, pl. XII); mais, progressivement, l'épiblaste se reconstitue sur le bord ventral du pédicule de l'allantoïde et, chez les embryons plus âgés de ce groupe, on voit (phot. 16 et 17, pl. XV) que la paroi ventrale de la chambre urodaeale est recouverte par une à trois assises de cellules mésoblastiques*, elles-mêmes recouvertes par le feuillet épiblastique, dans lequel quelques cellules superficielles présentent encore des pycnoses. A partir de ce stade, la membrane cloacale est donc constituée par la superposition des trois feuillets, endoblaste, mésoblaste et épiblaste.

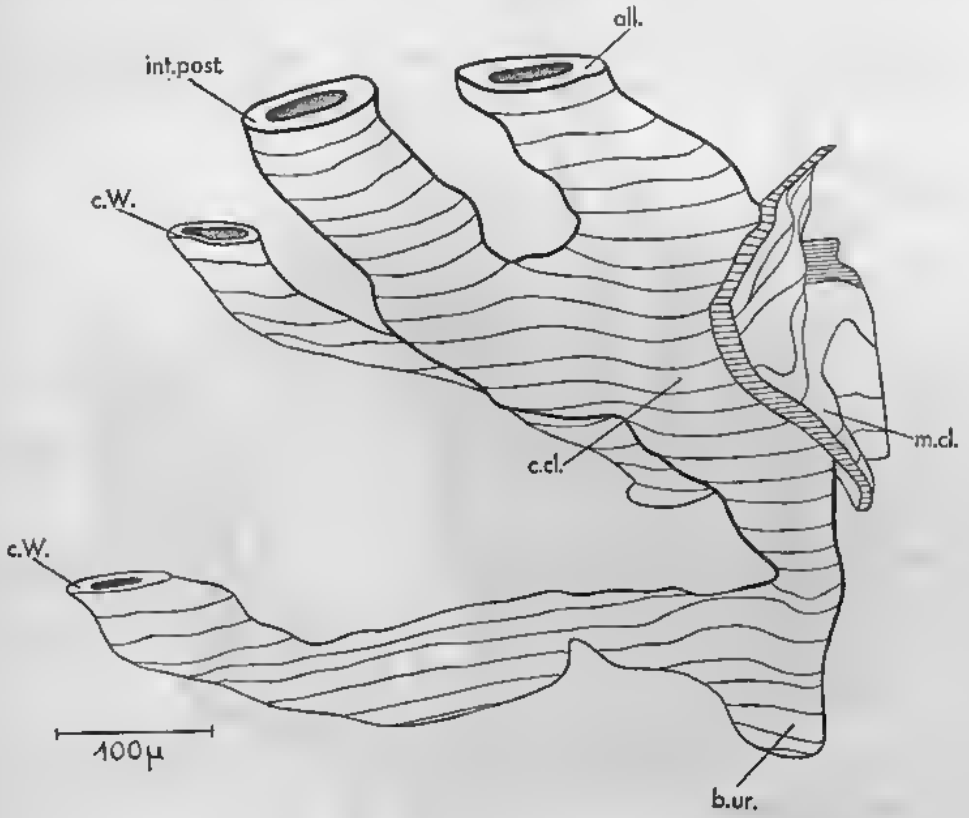


FIG. 18

Vue latérale (fig. 18) et vue dorsale (fig. 19) du cloaque de l'embryon représenté sur la figure 17, montrant l'emplacement du bourgeon des uretères (b. ur.) et caudalement (vue dorsale), deux renflements du cloaque, qui forment des sortes de cornes (cornes du cloaque, co. cl.)(fig. 19), dans lesquelles viennent s'ouvrir les canaux de Wolff (c. W.). [Gr. = 195 fig. 18 et 260 fig. 19.]

Embryons du groupe V (embryons pesant de 30 à 60 mg).

La reconstruction reproduite sur la figure 20 du texte représente la chambre cloacale d'un embryon de 38 mg; on voit que la configuration générale de cette chambre est, dans ses grandes

* Chez les embryons les plus développés de ce groupe (embryons Orv. 689, mesurant 6,5 mm de longueur et dont l'allantoïde atteint 4,5 à 5 mm de longueur), l'assise mésoblastique est devenue très mince en avant de la partie postérieure de la chambre urodaeale, dans le plan sagittal médian; et les noyaux des cellules mésodermiques, comme ceux de l'ectoderme, présentent, là, des pycnoses.

Source : MNHN, Paris

lignes, semblable à celle des embryons pesant de 40 à 60 mg; l'intestin s'ouvre à la partie supérieure de la chambre, dorsalement par rapport à l'allantoïde et les canaux de Wolff débouchent (par une portion commune avec l'uretère) dans la partie postérieure de la chambre, sur ses bords dorso-latéraux.

Plusieurs faits particuliers sont à mentionner, à ce stade.

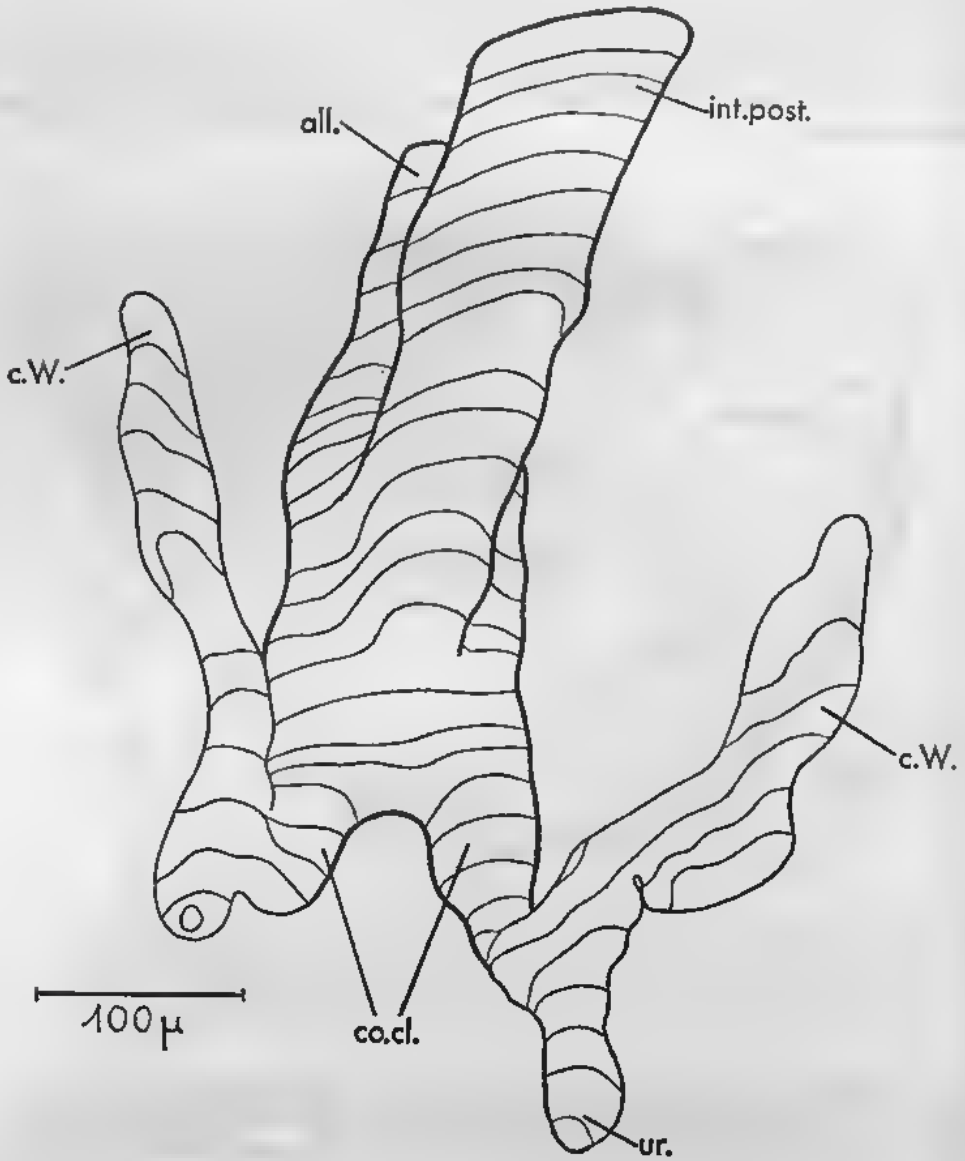


FIG. 19

a. L'épithélium de la chambre urodaeale est devenu très riche en matériel donnant une réaction positive à l'APS (phot. 18, pl. XVI); ce matériel est réparti sous forme de granules sphériques dans le cytoplasme des cellules; dans la plupart des cellules, de nombreux granules bien distincts sont présents, aussi bien au-dessous du noyau que dans le cytoplasme supranucléaire; dans d'autres cellules, l'aire claire est bien visible, dépourvue de tout granule, et le matériel donnant une réaction positive à l'APS est accumulé en larges aggrégats au pôle apical de la cellule; nous ignorons s'il s'agit là d'une phase particulière de la sécrétion ou de l'excrétion, ou d'un autre phénomène. Les cellules mésodermiques sous-jacentes à l'épithélium uro-

Source : MNHN, Paris

daeal sont totalement dépourvues de matériel donnant une réaction positive à l'APS; par contre, l'épithélium de l'intestin et celui de l'allantoïde contiennent un matériel donnant une réaction positive à l'APS, mais à une concentration inférieure à celle qui est l'apanage des cellules urodaeales; et, au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'urodaeum, la teneur en matériel donnant une réaction positive à l'APS diminue dans ces organes.

b. Déjà, à ce stade, des différenciations régionsles s'observent dans l'allantoïde et dans l'intestin. En partant de l'urodaeum et en suivant l'intestin en direction crâniale, on trouve, tout d'abord, un segment adjacent à l'urodaeum, qui possède un épithélium pseudostratifié, formé de cellules possédant une zone claire, d'aspect vacuolaire; ces cellules sont assez riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS; le diamètre de ce segment intestinal est plus étroit que celui de la chambre urodaeale. Puis, un segment de transition, de type intermédiaire entre celui qui vient d'être décrit et celui qui lui succède crânialement; ses cellules renferment encore de gros grains de matériel donnant une réaction positive à l'APS mais en quantité moindre que dans le segment terminal. Ensuite, crânialement, le tube intestinal possède un épithélium élevé, légèrement festonné, formé de cellules cylindriques dont le cytoplasme est uniformément teinté par les colorants basiques et ne contient que de fines granulations de matériel donnant une réaction positive à l'APS.

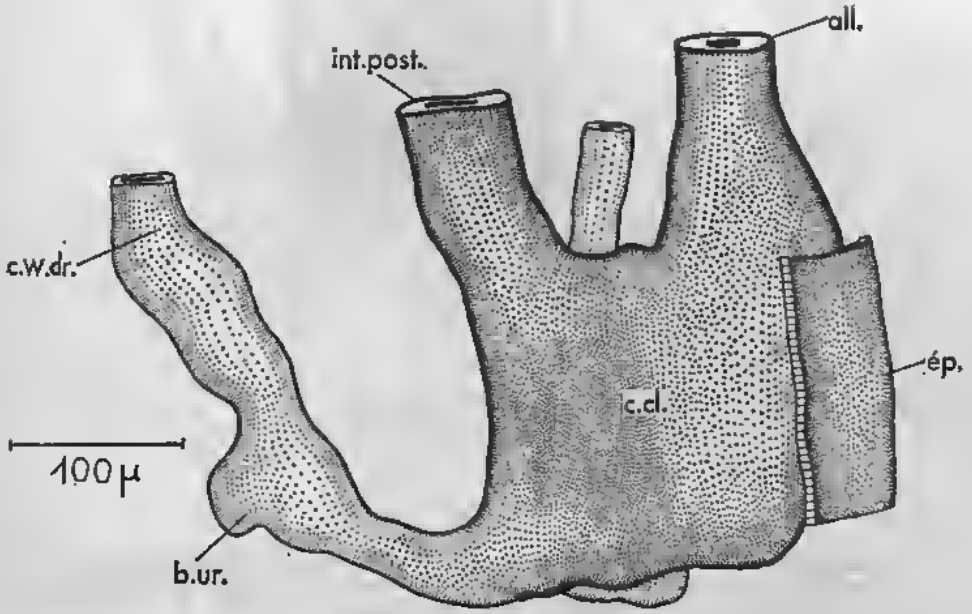


FIG. 20

Reconstitution graphique du cloaque d'un embryon de 38 mg (E 6 Orv. 276), appartenant au groupe V : vue latérale. (Gr. = 222.)

Dans la partie basale de l'allantoïde (pédicule de l'allantoïde, comprenant la partie qui s'ouvre dans l'urodaeum), l'épithélium est semblable à celui de l'urodaeum, formé de cellules à aires claires, riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS; puis, en direction distale, il change de type, prend la morphologie de l'épithélium des organes urinaires, avec des cellules dépourvues d'aire claire et ne contenant que de fines granulations de matériel donnant une réaction positive à l'APS.

c. La paroi caudale de l'urodaeum préaente, sur sa ligne sagittale médiane, un pli dirigé du côté interne; ceci donne à cette paroi un aspect bilobé (phot. 18, pl. XVI et fig. 21 du texte); c'est dans chacun de ces lobes, droit et gauche, que s'abouche le canal de Wolff correspondant, c'est-à-dire, maintenant, le conduit terminal dilaté commun au canal de Wolff et à l'uretère. Les deux parties postérieures, renflées et étirées latéralement, de l'urodaeum constituent ce

Source : MNHN, Paris

que l'on peut désigner par le terme de « cornes du cloaque »*, formations qui se retrouveront chez les embryons plus âgés (phot. 25, pl. XXI). La partie terminale, dilatée, du canal de Wolff est située dans le prolongement exact de l'extrémité distale de la corne du cloaque.

d. Les relations entre les extrémités caudales des canaux de Wolff et la chambre cloacale présentent, à ces stades, quelques particularités.

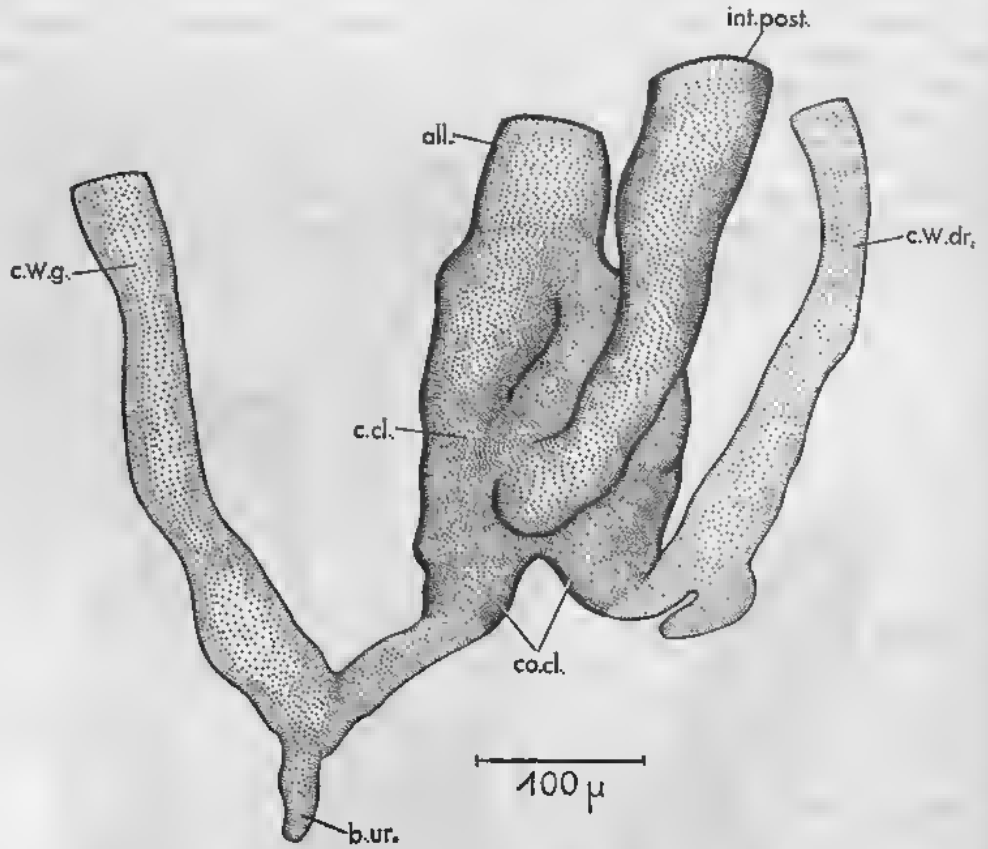


FIG. 21

Vue dorsale du cloaque d'un embryon du groupe V (E 5 Orv. 276), pesant 38,6 mg : les couduits terminaux, communs aux canaux de Wolff (c. W. dr. et c. W. g.) et aux bourgeons des uretères (b. ur.), s'ouvrent caudalement dans deux lobes du cloaque, les « cornes du cloaque » (co. cl.). [Gr. = 210.]

Chez les embryons pesant de 25 à 30 mg, il est possible de reconnaître où s'arrête l'épithélium du canal de Wolff et où commence celui de l'urodaeum ; chez les embryons plus âgés, la topographie de cette région se modifie : parfois, la chambre wolffienne dilatée fait corps avec une partie de la chambre cloacale et, sur la paroi dorsale de l'urodaeum, on trouve, côte à côte, l'épithélium urodaeal et l'épithélium wolffien ; chez les embryons de 55 à 60 mg, on trouve, dans la portion caudale du canal de Wolff, un épithélium unistratifié formé de cellules à cytoplasme plus clair que dans le restant du canal, ayant un aspect voisin de celui des cellules

* Ces « cornea du cloaque » sont présentes chez les embryons des Mammifères placentaires (FELIX W., 1912) ; rappelons ici que BAXTER J. S. (Carnegie Institution of Washington, publication n° 459, *Contributions to Embryology*, n° 145, 1935, t. 25, p. 15-35) les a décrites chez les embryons de Marsupieux (voir la figure 4, pl. III [embryon d'Opossum], de l'auteur) ; et aussi que KEIBEL F. a décrit des diverticules dorsaux du sinus urogénital chez les embryons de Monotrèmes (fig. 15, pl. XXXII de l'Atlas de l'auteur, se rapportant à un embryon d'Echidné) [SEMON R., *Zool. Forschungsreisen*, t. III, 2e partie, 1, 1904, p. 15-206] ; ces diverticules correspondent aux cornes du cloaque de l'embryon des Reptiles.

Source : MNHN, Paris

urodaeales; la partie ventrale de la chambre wolffienne dilatée est au contraire bordée par un épithélium formé de cellules cubiques, basses, à cytoplasme fortement et uniformément teinté, dépourvu d'aires claires (phot. 19, pl. XVII); nous n'avons pu déterminer s'il s'agissait là d'une simple modification de la morphologie des cellules de cette partie postérieure du canal de Wolff, ou si une partie de la corne du cloaque s'était incorporée à l'extrémité caudale du canal de Wolff; toutefois, l'épithélium, dans ces extrémités caudales des canaux de Wolff, est unistratifié tandis que celui de l'urodaeum est pluristratifié.

Embryons du groupe VI (pesant de 60 à 100 mg).

La configuration du cloaque des plus jeunes embryons de ce groupe est mise en évidence par les reconstructions représentées sur les figures 22 à 25 du texte, se rapportant à deux embryons de 65 et 69 mg, et sur la figure 26, se rapportant à un embryon plus âgé, pesant 86 mg.

La chambre cloacale s'est allongée dans le sens cranio-caudal, tout en se resserrant latéralement.

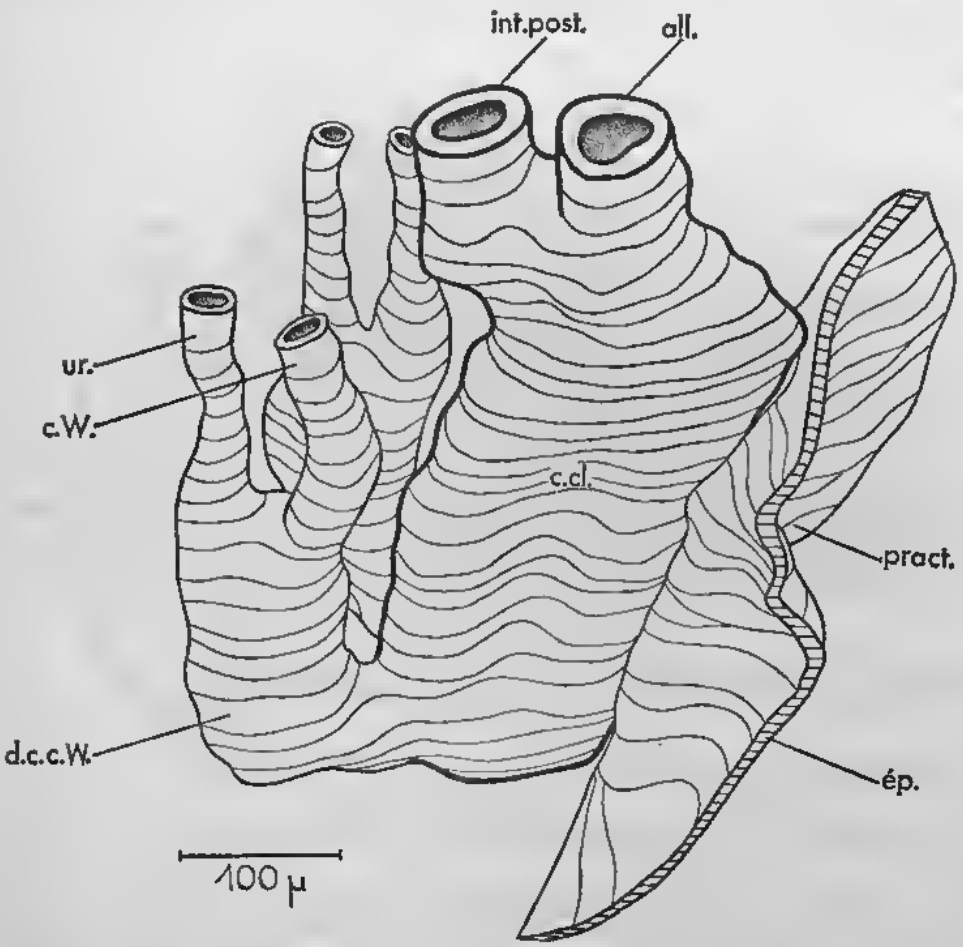


FIG. 22

Reconstruction graphique du cloaque d'un embryon de 65 mg (E 1 Orv. 703) appartenant au groupe VI; vue latérale montrant : 1. L'allongement dans le sens crânio-caudal, de la chambre cloacale (c. cl.); 2. La formation du proctodaeum (proct.), dépression ventrale délimitée par l'épiblaste (ép.) qui recouvre les soulèvements formés par les ébauches phalliques et les ébauches des lèvres cloacales; 3. La dilatation caudale des canaux de Wolff (d. c. c. W.) dans le conduit commun, qu'ils forment avec les uretères (ur.), avant de s'ouvrir latéro-dorsalement dans le cloaque. (Gr. = 202.)

La partie terminale du canal de Wolff, formant un conduit commun pour ce canal et l'uretère, est devenue un conduit assez large qui descend d'abord dans le sens cranio-caudal,

Source : MNHN, Paris

puis se recourbe pour s'unir aux parties latéro-dorsales de la région postérieure de la chambre cloacale.

La chambre cloacale (urodaeale) présente, le long de sa face dorsale, un sillon longitudinal (visible sur la reconstruction de la figure 25 du texte) qui forme une incisure profonde à la partie postérieure de cette chambre (fig. 24 du texte); de part et d'autre de ce sillon partent en direction dorsale les cornes du cloaque qui reçoivent les canaux de Wolff (fig. 24 et 25 du texte et phot. 20, pl. XVIII).

Chez les embryons de ce groupe, une nouvelle ébauche fait son apparition, au stade de 65-70 mg : c'est un bourgeon creux issu de la paroi dorsale de la partie la plus postérieure du canal de Wolff, c'est-à-dire du conduit commun au canal de Wolff et à l'uretère; il est dirigé dorso-caudalement et il représente l'ébauche d'un uretère secondaire, postérieur; au stade de 80 mg, il n'atteint qu'une cinquantaine de microns de longueur; il est visible sur la reconstruction d'un embryon pesant 86,5 mg (E5, Orv. 204) [fig. 26 du texte]; entre les stades de 80 à 100 mg, il s'allonge et nous avons observé la formation, au contact de sa paroi, d'une petite vésicule, ébauche d'un tubule métanéphritique, témoignant de sa nature uretérale (phot. 21, pl. XIX).

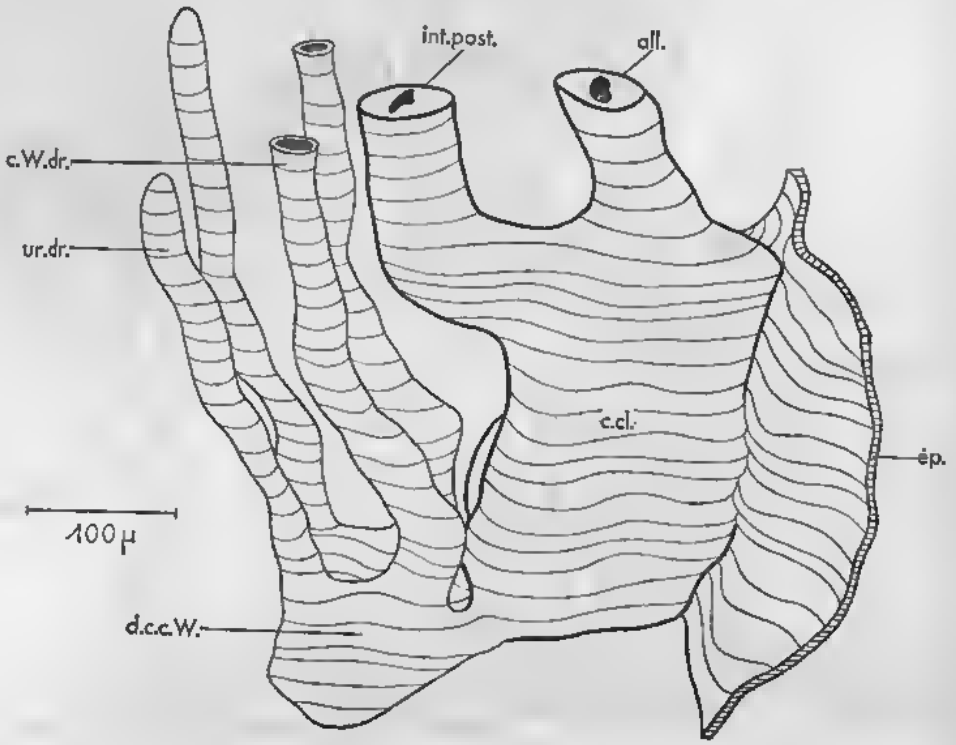


FIG. 23

Cloaque, en vue latérale, d'un embryon d'Orvet du groupe VI, pesant 66,8 mg. [Gr. = 190].

A ces stades, les parois de la chambre cloacale (urodaeale) sont devenues très riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS et leurs cellules se colorent, également, fortement, par le carmin de Best; les caractéristiques histochimiques de l'épithélium urodaeal ont été recherchées précédemment (RAYNAUD J. et RAYNAUD A., 1963) chez les embryons pesant de 70 à 100 mg; les résultats de ces recherches peuvent être ainsi résumés :

Lorsque les coupes intéressant l'urodaeum (chez des embryons fixés au mélange de Bouin, ou de Zenker - formol - acide acétique) ont été traitées par la méthode à l'APS ou colorées par le carmin de Best, les cellules de l'épithélium urodaeal se colorent en rouge vif*. Le matériel coloré par le carmin (phot. 22 *a*, pl. XX) ou celui qui résulte de la réaction à l'APS, est situé

* Nous avons vérifié qu'après réaction d'acétylation (avec séjour des coupes pendant 24 heures, à la température du laboratoire, dans le mélange pyridine - anhydride acétique), aucune coloration n'apparaissait après le traitement des coupes par la méthode à l'APS ou par le carmin de Best.

Source : MNHN, Paris

à la fois dans la partie basale de la cellule et dans la zone cytoplasmique supranucléaire; il se présente sons la forme de gros granules ou d'amas, souvent de larges dimensions; il occupe une grande partie de la cellule et est parfois présent à l'emplacement où se trouvait l'aire claire; dans un grand nombre de cellules, cependant, cette aire claire supra-nucléaire est encore visible, parfois réduite, ou légèrement teintée. L'épithélium se colore plus intensément avec le carmin de Best qu'après la réaction à l'APS; dans ce dernier cas, les aires claires restent toujours mieux visibles.

Lorsqu'on fait fait agir au préalable la salive sur les coupes (salive mixte laissée sur la lame, environ une heure, à 38°), le carmin de Best ou la réaction à l'APS colorent toujours l'épithélium urodaeal en rouge (phot. 22 *b*, pl. XX) et la coloration n'est que légèrement atténuée par rapport à celle que donnent les mêmes réactions sur des coupes non traitées à la salive. De même, après traitement des coupes par le lugol, une coloration brune apparaît dans les cellules urodaeales; elle n'est que faiblement atténuée lorsque les coupes ont été prétraitées à la salive. Les cellules urodaeales contiennent donc, en abondance, une substance qui est un polysaccharide non digestible par la diastase salivaire et une petite quantité de glycogène.

D'autres réactions et colorations ont été effectuées : le bleu alcian et le muci-carmin ne colorent pas l'épithélium urodaeal; le bleu de toluidine ne colore que quelques granules (qui se teintent en violet - rougeâtre) situés à la partie superficielle, bordant la lumière, des cellules. La réaction xanthoprotéique n'a pas donné de résultat net, déterminant seulement une légère teinte jaunâtre, diffuse, dans l'épithélium urodaeal.

Sur les coupes à congélation traitées par le Soudan III ou l'écarlate Cérol BX, l'épithélium urodaeal ne se colore que très faiblement en jaune diffus; la teinte jaune est surtout apparente dans le tiers supérieur de l'épithélium (la partie bordant la lumière n'étant pas teintée) qui doit donc contenir une très faible quantité de lipides.

Jusqu'au stade de 75 mg environ, on reconnaît trois feuillets dans la membrane cloacale, une mince couche de cellules mésoblastiques étant interposée entre la paroi de l'urodaeum et l'épiblaste (phot. 17, pl. XV). A partir du stade de 80 mg, cette assise mésoblastique est comprimée entre la chambre urodaeale et l'épiblaste; elle s'étire et commence à se désagréger (phot. 23 *a*, pl. XX); à partir du stade de 90 mg, il n'en persiste que des restes, chez quelques embryons; chez les autres, la membrane cloacale est maintenant constituée seulement par l'endoblaste et l'épiblaste superposés (phot. 26, pl. XXII).

A ce stade, du fait de l'allongement des phallus, de l'hypertrophie des lèvres crâniale et caudale du cloaque, la dépression proctodaeale est devenue plus profonde. L'extrémité ventrale de l'urodaeum fait légèrement saillie dans cette dépression (phot. 23 *b*, pl. XX). La lèvre caudale du cloaque et la paroi inférieure de chaque phallus englobent entre elles un espace qui, dans le fond du proctodaeum, constitue une sorte de fente étroite s'étendant de la membrane cloacale au phallus (phot. 24, pl. XXI.).

La structure de l'épithélium de la partie terminale des canaux de Wolff présente certains caractères qui soulèvent différents problèmes. Voici les constatations que nous avons faites à ce sujet :

Chez les embryons pesant de 60 à 80 mg, environ, la portion postérieure de chaque canal de Wolff, y compris leur partie terminale dilatée qui reçoit l'uretère et s'abouche dans la corne du cloaque, est bordée par un épithélium unistratifié, formé de cellules cubiques ou cylindriques peu élevées, présentant une aire claire supranucléaire (phot. 25, pl. XXI). Après traitement des coupes par la méthode à l'APS ou par le carmin de Best, le cytoplasme de ces cellules est teinté en rose tandis que celui des cellules urodaeales est rouge vif (phot. 26, pl. XXII); la densité du matériel décelable par ces techniques est donc différente dans les cellules des deux formations. D'autre part, l'épithélium urodaeal est épais, pluristratifié, avec trois à quatre assises de cellules dans sa paroi, dont une assise superficielle, bordant la lumière.

Ici encore, la seule étude histologique ne permet pas d'expliquer la morphologie particulière que présentent les cellules, dans la partie caudale du canal de Wolff; néanmoins deux interprétations principales peuvent être présentées :

Dans la première, on peut admettre que la partie terminale des canaux de Wolff, bordée par un épithélium dont les cellules présentent une « aire claire » supranucléaire, n'appartient pas au canal de Wolff mais provient d'un étirement de l'extrémité de la corne du cloaque.

Selon la seconde, on peut envisager que, dans la partie postérieure du canal de Wolff, l'épithélium ait subi une influence qui aurait déterminé une transformation de la morphologie

Source : MNHN, Paris

de ses cellules; sous cette influence, les cellules auraient acquis un type morphologique voisin de celui que présentent les cellules de l'épithélium urodaeal.

En faveur de cette deuxième interprétation, doit être mentionné le fait que la portion postérieure des canaux de Wolff, dont les cellules épithéliales présentent une aire claire bien nette, est située à l'intérieur, ou au contact immédiat, du manchon de cellules mésenchymateuses qui entoure l'urodaeum (phot. 27, pl. XXIII); à un niveau un peu plus crânial, lorsque le canal de Wolff n'est plus inclus dans ce manchon, ni situé à sa proximité immédiate, mais qu'il est logé dans le repli urogénital, les cellules wulffiennes ne présentent plus d'aires claires*.

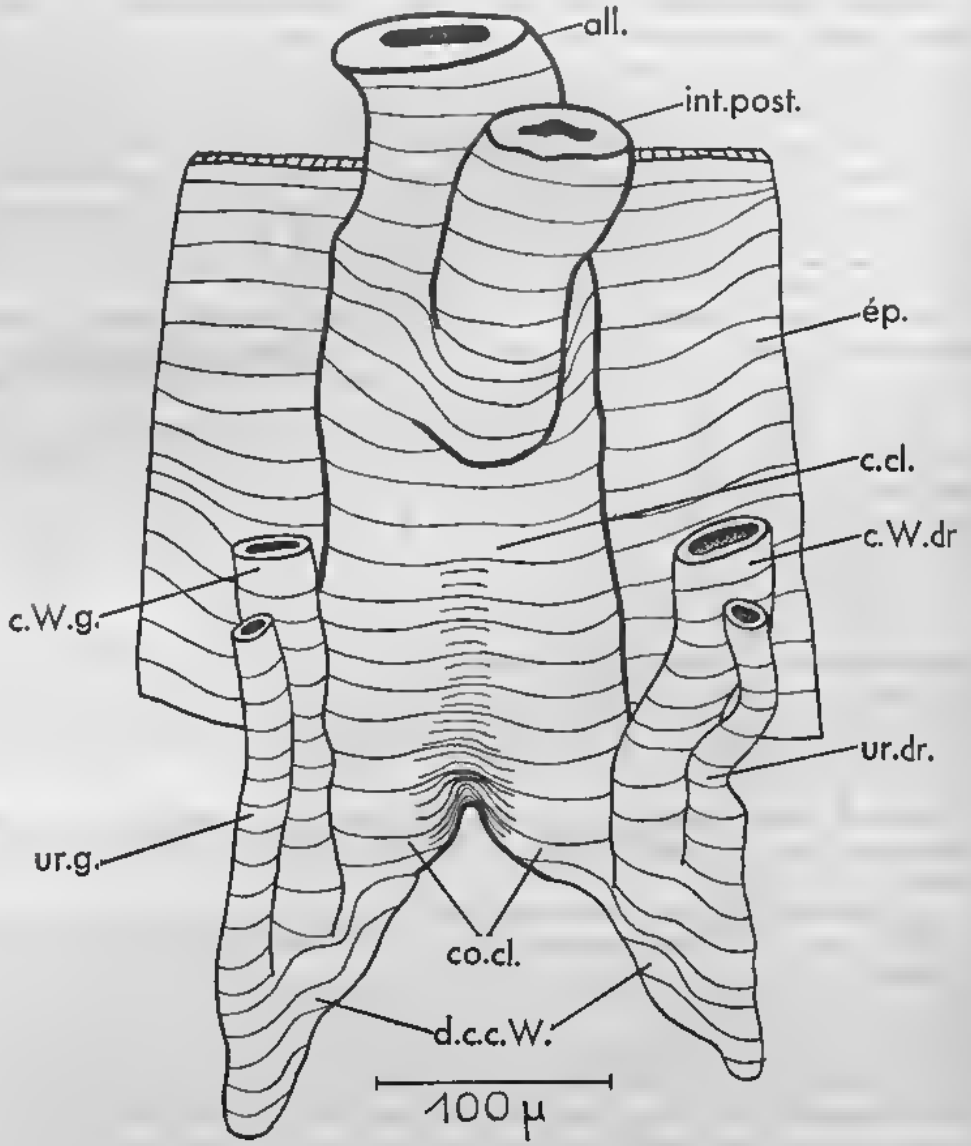


FIG. 24

Vues dorsales (fig. 24 et 25) du cloaque d'un embryon du groupe VI, pesant 66,8 mg (E 8 Orv. 407); elles mettent en évidence le sillon longitudinal (s.), dorsal de l'urodaeum (ou chambre cloacale, c. cl.), les cornes du cloaque (co. cl.) qui partent dorsalement de part et d'autre de ce sillon et la formation (fig. 25) du bourgeon de l'uretère postérieur (b. ur. post.), dans la partie terminale du canal de Wolff. (Gr. = 295.)

* Cette observation est en accord avec les résultats expérimentaux de nombreux auteurs qui, sur un autre matériel, ont mis en évidence le rôle morphogène exercé par le mésenchyme sous-jacent à un épithélium, sur la différenciation de cet épithélium.

Source : MNHN, Paris

Cette action transformatrice présumée est peut-être très localisée* ou d'autres influences peuvent intervenir, car il est curieux de constater que, dans la paroi postérieure du large conduit commun au canal de Wolff et à l'uretère, l'épithélium wolffien a conservé son type habituel, avec des cellules dont le cytoplasme est uniformément teinté par l'hémalun et dépourvu d'aires claires, bien que cet épithélium soit au contact de l'épithélium urodaeal.

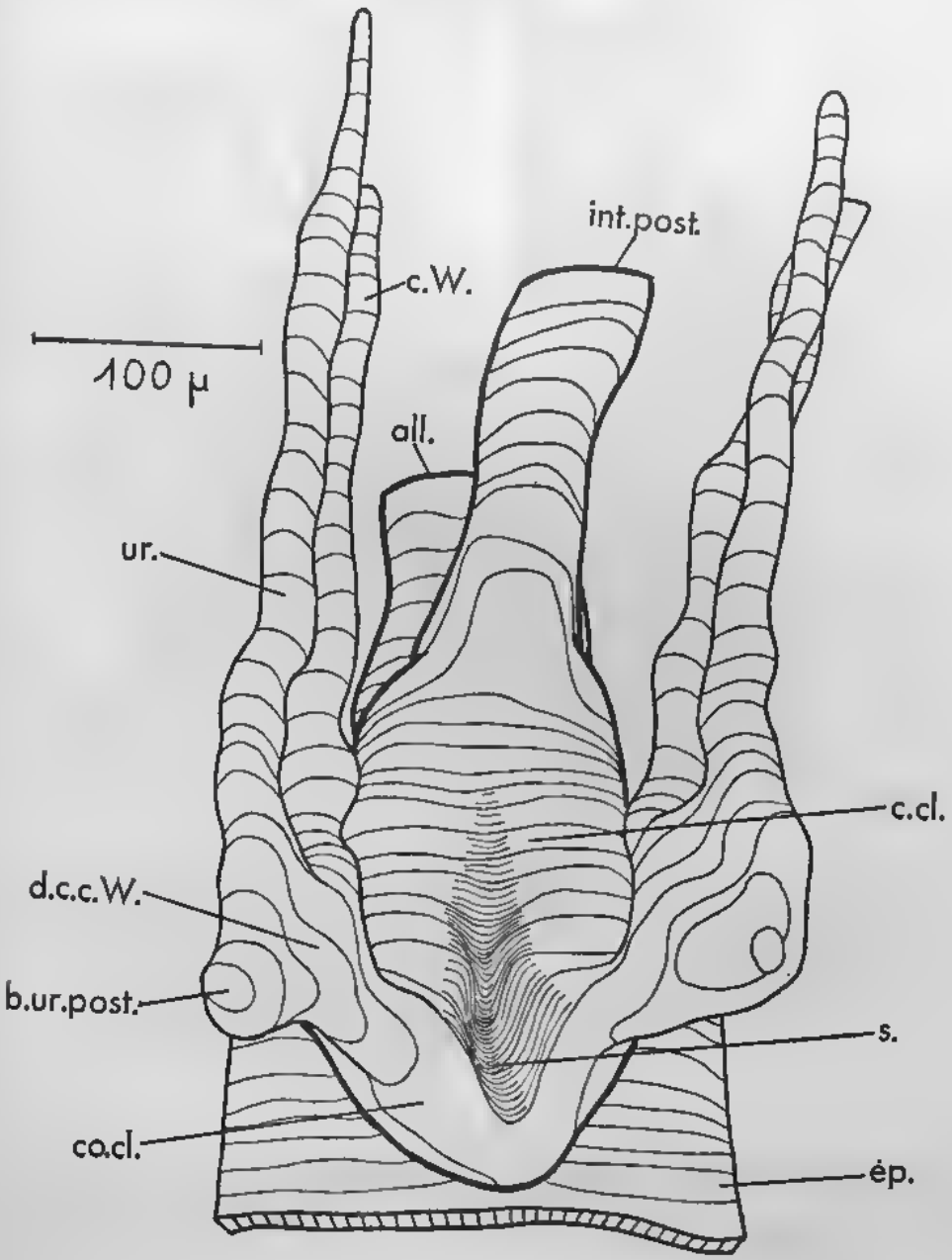


FIG. 25

* Rappelons, d'autre part, que tout le long de son trajet, le canal de Wolff possède des cellules dont le cytoplasme est riche en granulations donnant une réaction positive à l'APS; ces cellules sont intercalées entre des cellules pauvres en matériel donnant une réaction positive à l'APS.

Source : MNHN, Paris

Chez les embryons plus développés (pesant de 80 à 100 mg), la structure de l'épithélium de la partie terminale du canal de Wolff se modifie ; la configuration de cette partie des voies urogénitales, à ces stades, est représentée sur les photographies 21, pl. XIX et 38, pl. XXXII ; l'épithélium du canal de Wolff et de sa partie terminale dilatée est devenu plus élevé, le cytoplasme des cellules se colore plus fortement par l'hémalun et on ne trouve des aires claires bien

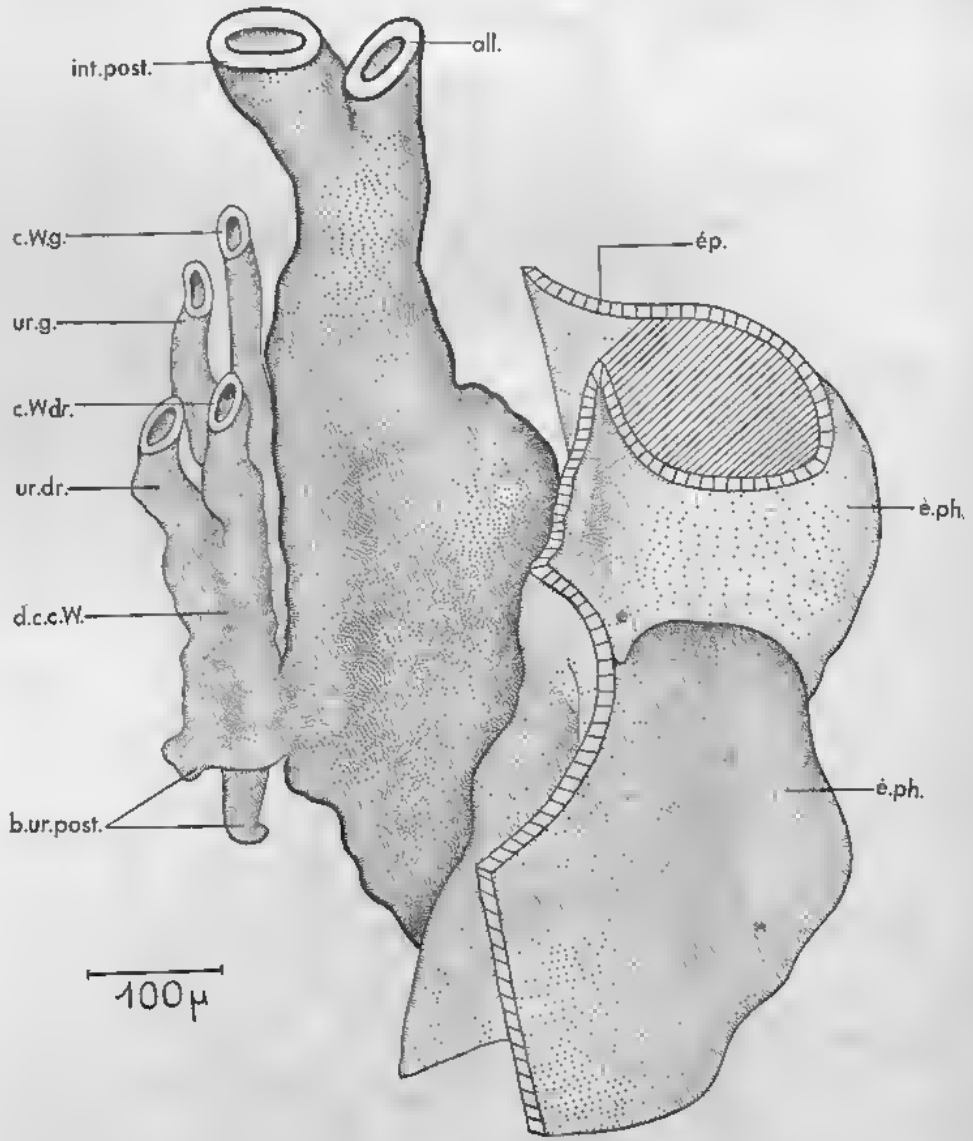


FIG. 26

Vue latérale du cloaque d'un embryon de 86,5 mg appartenant au groupe VI (E 5 Orv. 204); les bourgeons des uretères postérieurs (b. ur. post.) apparaissent nettement dans la partie postérieure des dilatations caudales des canaux de Wolff (d. c. c. W.). [é. ph. : ébauches phalliques.] (Gr. = 169.)

nettes, dans les cellules, que sur une courte distance, dans la paroi ventrale de la chambre terminale, commune au canal de Wolff et à l'uretère, paroi qui est au contact de l'urodaeum (partie située entre les deux flèches, sur la photographie 38, pl. XXXII). La photographie 21, pl. XIX, montre, en outre, la présence de l'ébauche d'un tube rénal (t. ur.) sur le diverticule postérieur de la chambre, diverticule qui représente l'ébauche d'un uretère postérieur.

Source : MNHN, Paris

Embryons du groupe VII (pesant de 100 à 200 mg).

La morphologie de la région cloacale des embryons de ce groupe est représentée, sur la figure 27 du texte, correspondant à un embryon de 40 mm de longueur totale (ce qui correspond à un poids d'environ 130 mg); cette reconstruction et les photographies 28 à 33 de coupes histologiques sagittales à travers la partie postérieure du corps de cet embryon et d'autres embryons de ce groupe nous renseignent sur la structure du cloaque, à ce stade.

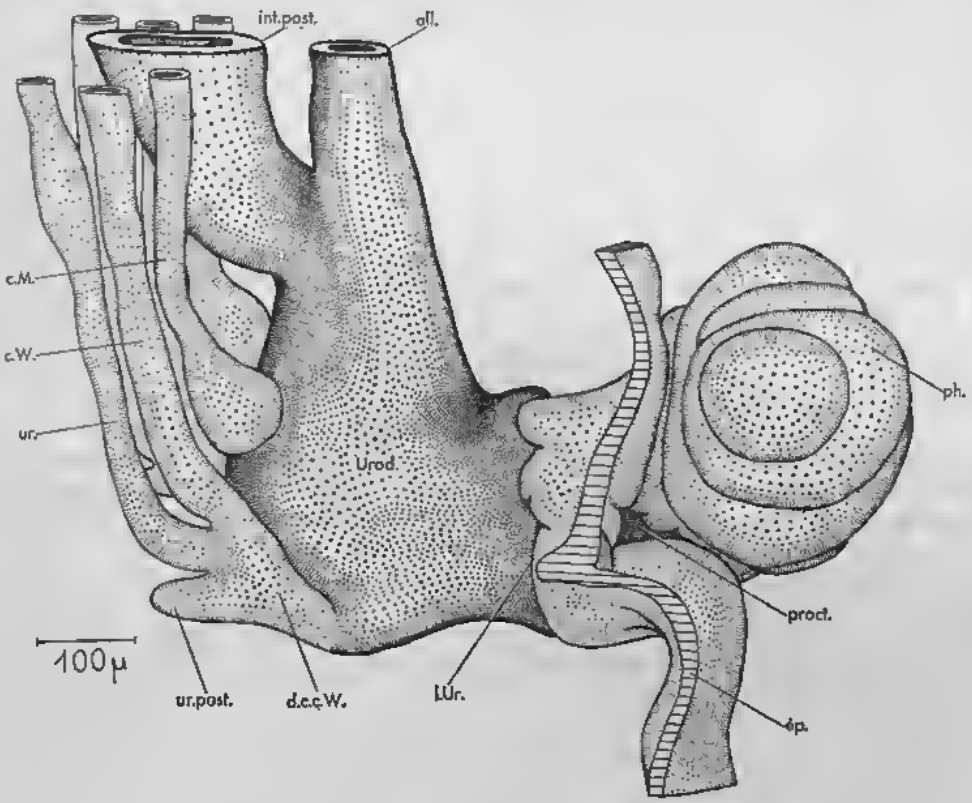


FIG. 27

Reconstitution graphique (obtenue par superposition de dessins de coupes sagittales, effectués à l'aide de la chambre claire), du cloaque d'un embryon de 4 cm de longueur totale, pesant environ 130 mg, appartenant au groupe VII (E 7 Orv. 208). Noter : 1. Le coude formé par l'intestin postérieur (int. post.), au niveau de son abouchement dans l'urodaeum (Urod.); 2. La forme des canaux de Müller (c. M.), dilatés en bulbe dans leur partie terminale et venant buter contre la partie supérieure de la paroi dorsale de l'urodaeum, de part et d'autre du plan médio-sagittal. (l. Ur. : limite de l'urodaeum; proct. : proctodaeum; ph. phallus.) [Gr. = 125.]

La configuration de la chambre cloacale proprement dite (fig. 27 du texte) n'a pas beaucoup variée : allantoïde et rectum s'ouvrent à sa partie supérieure, les conduits génitaux aboutissent à sa face postérieure et la membrane cloacale est située sur son bord ventral. Toutefois, une différenciation importante s'est produite dans la région où l'intestin postérieur s'ouvre dans la chambre cloacale : le mésenchyme entourant cette partie de l'intestin l'enserre de façon à déterminer un léger étranglement, c'est-à-dire la formation d'un col, plus étroit que le restant du tube intestinal; ceci apparaît sur les sections sagittales reproduites sur les photographies 28 et 29, pl. XXIV et XXV; désormais, l'intestin formera un coude dans cette région; il abordera l'urodaeum suivant une direction presque perpendiculaire à sa surface dorsale, puis il remontera crânialement suivant une direction longitudinale; ce col intestinal deviendra plus étroit, plus marqué, chez les fœtus plus âgés.

Source : MNHN, Paris

L'existence de ce « col » intestinal permet, maintenant, de délimiter, dans l'espace, la chambre urodaeale; nous avions jusqu'à présent, volontairement, parlé simplement de « chambre cloacale » car nous ne pouvions préciser la limite supérieure de l'urodaeum; nous pouvons, désormais, définir la « chambre urodacale » comme la cavité dans laquelle s'ouvrent l'allantoïde, l'intestin postérieur, les canaux de Wolff et les uretères; elle possède une paroi épithéliale épaissie, pluristratifiée; elle est limitée, ventralement, par la membrane cloacale et, crânialement, à la fois par le col intestinal et l'ouverture, à ce même niveau, du pédicule de l'allantoïde.

L'épithélium de la chambre urodaeale est pluristratifié, formé de cellules présentant (après fixation au mélange de Bouin ou de Zenker-acétique) une large aire claire, supranucléaire (phot. 28, pl. XXIV et 30, pl. XXVI), et qui contiennent toujours un abondant matériel de nature polysaccharidique. Le même type d'épithélium s'observe dans la partie proximale de la tige de l'allantoïde (phot. 31, pl. XXVII) et dans le col intestinal (phot. 32, pl. XXVIII); dans l'allantoïde et dans l'intestin, les différenciations régionales qui s'étaient ébauchées à un stade antérieur (embryons de 30 à 60 mg) se sont accusées : la photographie 31, pl. XXVII, montre que si, dans la base du pédicule de l'allantoïde, il existe un épithélium pluristratifié, à aires claires, de type urodaeal, cet épithélium passe rapidement à un épithélium de « type urinaire », formé par deux à trois assises de petites cellules polygonales, basses, ne possédant d'abord qu'une « aire claire » réduite, puis, plus crânialement, dépourvues d'aire claire. En suivant l'intestin, en direction crâniale, on trouve, après le col, un épithélium de type intermédiaire (phot. 32, pl. XXVIII), encore riche en aires claires, mais ici l'aire claire est plus étendue et son bord distal élargi et courbé à la partie apicale de la cellule; cette partie de l'intestin formera le coprodaeum; plus crânialement, l'épithélium intestinal a acquis la morphologie typique de l'épithélium de l'intestin grêle (phot. 33, pl. XXVI).

Les conduits génitaux viennent se terminer sur la face dorsale de l'urodaeum; le dessin de la figure 27 du texte et les photographies 28 et 29, pl. XXIV et XXV (coupes sagittales paramédianes d'un embryon de 4 cm de longueur totale), montrent la position des extrémités des canaux de Müller, à ce stade; on voit que les canaux de Müller viennent buter contre la partie supérieure de la paroi dorsale de l'urodaeum, de part et d'autre du plan sagittal médian : leura extrémités sont dilatées en bulbe, elles ne pénètrent pas dans la paroi urodacale, mais se terminent en cul-de-sac, sans s'ouvrir dans l'urodaeum; et, chez les embryons de 130 à 180 mg, se produit un phénomène curieux qui a fait l'objet d'une description antérieure (Raynaud A., 1965) : de très nombreuses cellules dégénèrent dans la paroi du canal de Müller qui est située à proximité de la paroi urodaeale (phot. 34 et 35, pl. XXIX et XXX), et aussi dans le mésenchyme qui est interposé entre l'épithélium müllérien et l'épithélium urodaeal; il a été auggéré que c'était, peut-être, le mésenchyme entourant la paroi épithéliale de cette région de l'urodaeum qui provoquait cette destruction de l'épithélium müllérien (Raynaud A., 1965).

Les canaux de Wolff s'ouvrent sur les bords dorso-latéraux de la partie postérieure de la chambre urodaeale; leur partie terminale forme toujours une chambre dilatée d'où est issu, dorsalement, l'uretère et, un peu plus caudalement et dorsalement, l'uretère secondaire, encore très court (fig. 27 du texte). La structure des épithéliums dans cette région (phot. 38, pl. XXXII) est semblable à celle des embryons du groupe VI, pesant de 80 à 100 mg : la partie terminale du canal de Wolff et de l'uretère est bordée par un épithélium cylindrique dont les cellules sont serrées, disposées en une seule assise régulière, avec un noyau ovoïde placé à la base de la cellule et un cytoplasme fortement teinté en brun par l'hémalun; des aires claires sont présentes seulement dans les cellules de la paroi ventrale de la chambre commune au canal de Wolff et à l'uretère, et dans la portion de cette paroi qui est voisine de l'épithélium urodaeal; au stade de 150 mg, l'épithélium de cette chambre terminale du canal de Wolff est très élevé, les aires claires des cellules sont réduites et chaque canal de Wolff s'ouvre dans l'extrémité maintenant élargie, de la corne correspondante, du cloaque (phot. 39, pl. XXXIII).

Ventralement par rapport à l'urodaeum, se situe le proctodaeum; la membrane cloacale (m. cl., phot. 28, pl. XXIV) est située dans le fond de la dépression proctodaeale; celle-ci est limitée, crânialement et caudalement, par les lèvres crâniale et caudale du cloaque, latéralement par les phallus. L'extrémité de la chambre urodacale fait saillie dans le proctodaeum (phot. 28, pl. XXIV) et l'épithélium ectodermique du proctodaeum entoure, à la façon d'un manchon, l'extrémité distale de l'urodaeum. La membrane cloacale est formée, chez les embryons pesant de 100 à 120 mg environ, par la paroi urodaeale recouverte d'une mince assise d'épiblaste. Entre les stades de 120 et de 150 mg, l'assise ectodermique se résorbe progressivement et l'urodaeum n'est plus fermé, ventralement, que par sa paroi, d'épaisseur irrégulière. Entre les

Source : MNHN, Paris

stades de 150 à 200 mg, cette membrane se fragmente à son tour, se résorbe en grande partie (phot. 34 et 36, pl. XXIX et XXXI), et l'urodaeum s'ouvre alors, dans le proctodaeum; à partir de ce stade, la chambre cloacale communique, ainsi, avec l'extérieur.

Nous venons de décrire comment l'épiblaste du proctodaeum entourait, à la manière d'un manchon, la partie ventrale de l'urodaeum qui fait légèrement saillie à l'intérieur de la dépression proctodacale; c'est des bords de ce manchon ectoblastique que naissent, entre les stades de 160 à 200 mg, des bourgeons épithéliaux qui vont former les glandes cloacales.

Au stade de 160 mg, du bord crânial du manchon épiblastique naît un bourgeon impair (dans le plan sagittal médian) et, de part et d'autre de ce bourgeon, quatre bourgeons : ces bourgeons remontent en direction crâniale, sur les bords de l'urodaeum, et vont constituer le groupe ventral de glandes cloacales; un peu plus tard, d'autres bourgeons naissent sur les borda latéraux et dorsal du manchon épiblastique, bourgeons qui formeront les amas glandulaires latéraux et dorsaux. Les glandes *cloacales sont donc d'origine ectodermique et marquent la limite entre l'endoderme de l'urodaeum et l'ectoderme de lo région proctodaeale.*

Ajoutous, que c'est à la fin de ce stade, chez les embryons pesant de 160 à 200 mg, que la différenciation morphologique du coprodaeum s'accuse : le diamètre de ce segment intestinal augmente, les cellules de son épithélium présentent un bord apical élargi, son enveloppe mésenchymateuse est formée d'un tissu très lâche et elle est doublée de deux assises de muscles lisses, une interne circulaire, une externe longitudinale, séparées par quelques travées de cellules mésenchymateuses.

Embryons du groupe VIII (pesant de 200 à 300 mg).

Quelques changements seulement — en ce qui eoncerne la morphologie du cloaque — sont survenus chez les embryons de ce groupe, par rapport au stade précédent.

Le coprodaeum, élargi latéralement, communique avec la partie supérieure de l'urodaeum, par un passage étroit (fig. 28 du texte); il se prolonge, en direction esudale, au-dessous de cet isthme, par un repli qui déborde sur une hauteur d'environ 200 μ (chez les embryons de 250 mg), entoure l'istbme et se termine en cul-de-sac.

Les canaux de Müller se terminent toujours contre la paroi dorsale ou contre les faces dorso-latérales de l'urodaeum, sans s'ouvrir dans ce dernier; leurs extrémités présentent toujours des cellules en dégénérescence et elles se situent à un niveau transversal légèrement inférieur à celui auquel se termine le coprodaeum; à ce niveau, l'urodaeum eommence à s'élargir, dorsalement; les canaux de Wolff s'ouvrent, plus bas, dans des diverticules latéro-dorsaux de la partie postérieure de la chambre urodaeale.

L'épithélium de l'urodaeum est toujours riche en matériel donnant une réaction positive à l'APS, à ce stade; mais, il change légèrement d'aspect, dans la portion ventrale de la chambre urodacale : les cellules basales deviennent plus allongées, ainsi que leur noyau; elles perdent leur aire claire et ne contiennent presque plus de matériel donnant une réaction positive à l'APS; et ce matériel fait également défaut au nivesu de la membrane basale de l'épithélium, dans cette partie de l'urodaeum; ces cellules basales sont surmontées d'une ou deux assises de petites cellules possédant une aire claire et riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS. Dans la paroi dorsale de l'urodaeum, au contraire, l'épithélium est formé de plusieurs assises de petites cellules possédant une aire claire et riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS; et ce matériel est également présent au nivesu de la membrane basale, dans cette région dorsale.

Les relations entre les extrémités caudales des canaux de Wolff et l'urodaeum offrent les particularités suivantes : les cornes du cloaque sont, maintenant, amincies et transformées en pédicules canalisés, que nous désignerons par les termes de « divertieules latéro-dorsaux de l'urodaeum »; l'épithélium qui les tapisse, étant celui de l'urodaeum, est toujours riche en matériel donnant une réaction positive à l'APS (pbot. 40, pl. XXXIV); le contraste est net, à l'endroit où les canaux de Wolff s'ouvrent dans ces pédicules, entre ces petites cellules du pédicule, dont le cytoplasme se teinte en rouge vif après traitement par la méthode à l'APS, et les cellules cylindriques à cytoplasme ne contenant que quelques granulations donnant une réaction positive à l'APS, de l'épithélium du canal de Wolff. Dans plusieurs cas, nous avous constaté que l'épithélium urodaeal formait un manchon cellulaire autour de la partie terminale du canal de Wolff; ce manchon urodaeal s'allonge chez les embryons pesant de 280 à 300 mg (phot. 41, pl. XXXIV).

Source : MNHN, Paris

A ces stades, les glandes cloacales provenant de l'épiblaste, sur la marge de la membrane cloacale se sont allongées, dans les deux sexes; elles se présentent (phot. 42, pl. XXXV) sous forme de cordons séparés, qui s'enfoncent du côté ventral et du côté latéro-dorsal de l'urodaeum.

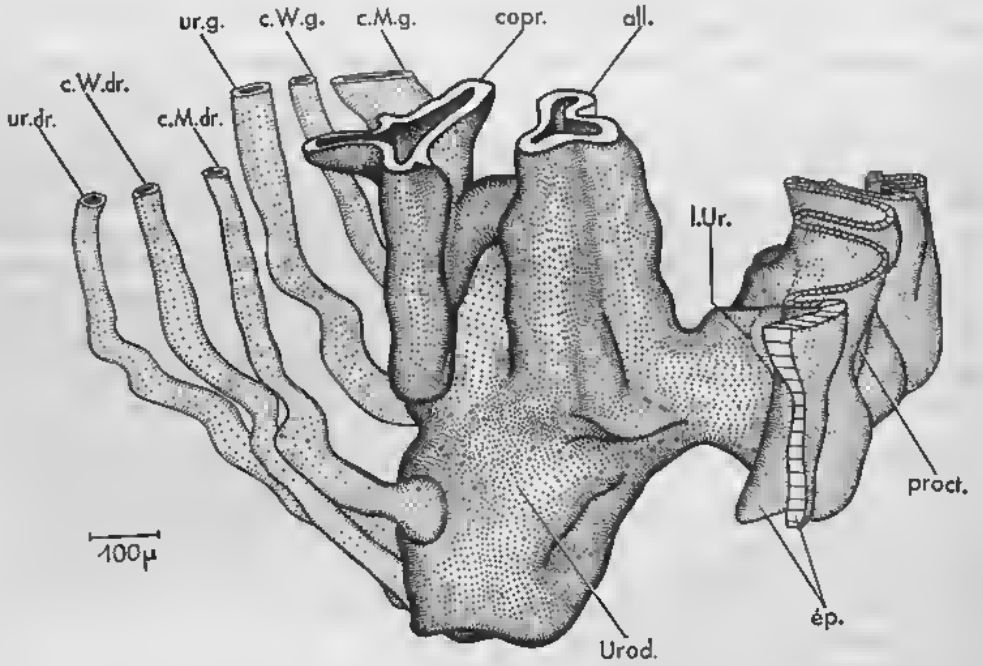


FIG. 28

Reconstitution graphique du cloaque d'un embryon du groupe VIII, pesant 248 mg (E 4 Orv. 214). La partie postérieure de l'intestin, ou coprodaeum (copr.), communique avec la partie supérieure de l'urodaeum (Urod.), au niveau du départ de l'allantoïde (all.), par un passage étroit qui forme une sorte d'isthme entre ces deux parties du cloaque. Le coprodaeum entoure partiellement l'isthme et le dépasse caudalement; il se termine en cul-de-sac et forme, ainsi, une sorte de coecum. La limite entre urodaeum et proctodaeum (proct.) est représentée par une ligne discontinue (l. Ur.). [Gr. = 86.]

Embryons du groupe IX (embryons pesant de 300 à 500 mg).

Chez les embryons pesant de 300 à 400 mg, peu de modifications surviennent dans la configuration générale de la région cloacale. Le coprodaeum communique toujours avec l'urodaeum, par un passage étroit et se termine en cul-de-sac, un peu au-dessons de cet isthme. L'urodaeum s'est un peu allongé; son épithélium conserve, sensiblement, la même structure que celle qui a été décrite chez les embryons de 250 mg; les aires claires de ses cellules sont un peu moins nettes, mais il y a encore beaucoup de granulations donnant une réaction positive à l'APS, dans ces cellules; ce matériel est aussi abondant dans les cellules épithéliales de la paroi dorsale que dans celles des parois ventrale et latérales de la chambre urodaeale; mais, sur la paroi dorsale, l'épithélium est devenu plus mince qu'ailleurs. Les canaux de Müller viennent se terminer contre la paroi dorsale de l'urodaeum, sans s'ouvrir dans la chambre urodaeale (phot. 43, pl. XXXV).

Le coprodaeum a un diamètre plus important que celui de la portion immédiatement crâniale de l'intestin postérieur; il est entouré par un mésenchyme extrêmement lâche; son épithélium, formé d'une ou deux assises de cellules cylindriques, est moins élevé que celui de la portion adjscente de l'intestin postérieur. Ce segment coprodaeal, ou segment terminal du gros intestin, est court; la structure de ses enveloppes et sa largeur indiquent qu'il sura la possibilité de se dilater fortement dans le sens latéral. L'épithélium du coprodseum contient encore un matériel donnant une réaction positive à l'APS, à la partie apicale de ses cellules,

Source : MNHN, Paris

mais on voit apparaître, çà et là, à mi-hauteur de la couche épithéliale, de gros amas de substances intensément colorées par l'APS; c'est la première apparition des grains de mucigène, qui s'accumulent dans le cytoplasme des futures cellules mucipares caliciformes; quelques-unes de ces cellules commencent, d'ailleurs, à acquérir leur morphologie caractéristique. Dans l'isthme, à disposition transversale, qui réunit le coprodaeum et l'urodaeum, l'épithélium est semblable à celui de l'urodaeum; il est formé de plusieurs assises de petites cellules en disposition pseudostratifiée, avec des aires claires, et riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS; les cellules mucipares y sont très rares, mais nous en avons observé, là, quelques-unes.

Les diverticules latéro-dorsaux de l'urodaeum qui reçoivent les canaux de Wolff et les uretères sont formés d'un épithélium semblable à celui de l'urodaeum et riche en granulations donnant une réaction positive à l'APS; la large chambre terminale du canal de Wolff, commune à l'uretère et au canal de Wolff, que nous avons décrite aux stades précédents, n'existe plus, en tant que conduit wolffien : c'est un épithélium formé de petites cellules, riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS, épithélium vraisemblablement d'origine urodaeale, qui tapisse maintenant cette partie commune aux deux conduits; ce qui permet de dire qu'à partir de ce stade (environ 350 mg) le canal de Wolff et l'uretère débouchent côte à côte, mais séparément, dans un diverticule urodaeal; ajoutons que nous avons constaté, chez plusieurs embryons de ce groupe, que l'uretère postérieur, qui débouche également un peu plus dorsalement dans ces diverticules de l'urodaeum, se subdivisait, près de son embouchure, en deux conduits. Sur des sections orientées favorablement et traitées par la méthode à l'APS, il nous a été possible de déceler la présence de petites cellules riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS, autour de l'extrémité postérieure du canal de Wolff, de l'uretère et des deux uretères postérieurs; il est probable qu'il s'agit là de cellules urodaeales qui remontent le long de l'extrémité postérieure de ces conduits, mais cette interprétation devra faire l'objet d'autres investigations.

Les glandes cloaeales se sont allongées et creusées d'une lumière; elles sont encore dans une phase de prolifération (on observe de nombreuses mitoses), mais l'épithélium ne sécrète pas encore; les phallus se sont également allongés, les lèvres cloacales se sont épaissies et elles délimitent entre leur base et le fond du proctodaeum, de part et d'autre de l'ouverture urodaeale, une sorte de passage étroit, en forme de fente, qui conduit de l'ouverture urodaeale à la base du sillon spermatique de chaque phallus.

Chez les embryons pesant 400 mg environ, la région cloacale subit d'importantes modifications; elles apparaissent sur la figure 29 du texte se rapportant à un embryon d'Orvet de 407 mg (mesurant 39 mm de l'extrémité du museau au cloaque et 7,5 cm de longueur totale) : le coprodæum dilaté (il atteint environ 500 μ de diamètre transversal et est plus large que l'urodæum) ne communique plus avec l'urodæum que par un isthme étroit (phot. 44, pl. XXXVI); au-dessous de ce chenal de communiestion, le coprodæum continue à descendre, parallèlement à l'urodæum (sur une hauteur de 260 μ, chez le fœtus de la figure 29 du texte) puis il se termine en cul-de-sac. Les photographies 45 et 46, pl. XXXVII et XXXVIII, reproduisent deux coupes histologiques intéressant l'isthme qui unit le coprodæum à l'urodæum, chez un fœtus de 392 mg; ce chenal de communication a une paroi cylindrique et une lumière étoilée, l'épithélium formant plusieurs replis; il est entouré par un manchon musculaire lisse, épais, formant un sphincter et comprenant une couche de muscles longitudinaux enveloppée par des muscles disposés circulairement; ces deux assises musculaires ne sont autre chose que la continuation des assises longitudinales et circulaires qui entourent l'urodæum et le proctodæum et qui se sont infléchies du côté médian, pour former un anneau autour de l'isthme qui réunit ces deux chambres. Le diamètre du passage (conduit épithélial) est de 90 μ; il est de 150 μ, en tenant compte de l'épaisseur des parois musculaires; au même niveau, chez cet animal, la largeur de l'urodæum est de 400 μ et celle du coprodæum de 600 à 750 μ.

Chez ces embryons de 400 mg, l'urodæum n'a pas subi de modifications notables; les canaux de Müller se terminent toujours en cul-de-sac contre sa paroi dorsale supérieure et les canaux de Wolff viennent s'ouvrir, avec les uretères, dans deux diverticules de sa paroi dorsale inférieure (fig. 29 du texte).

Chez les fœtus les plus âgés de ce groupe * (fœtus pesant de 400 à 500 mg) se produisent

* Cette histogenèse, qui a été décrite brièvement par l'un de nous (RAYNAUD A., 1965), peut cependant débuter un peu plus tôt, dans quelques cas; nous avons observé un début d'expansion dorsale de l'urodaeum chez quelques fœtus pesant de 300 à 350 mg.

Source : MNHN, Paris

les dernières modifications prénatales de la configuration du cloaque (elles sont représentées sur la reconstruction de la figure 30 du texte) : l'urodæum s'étend, s'élargit en direction dorsale, au-dessous du coprodæum, en formant une poche dorsale; et, désormais, les canaux de Müller se terminent contre le toit de cette poche dorsale (fig. 30 du texte). La comparaison des reconstructions des figures 28, 29 et 30 du texte permet de suivre aisément la réalisation de ce mouvement et de comprendre comment, désormais, les extrémités caudales des canaux de Müller d'une part, des canaux de Wolff et des uretères d'autre part, vont se trouver situées de part et d'autre de cette expansion dorsale de l'urodæum. Comme nous le verrons plus loin,

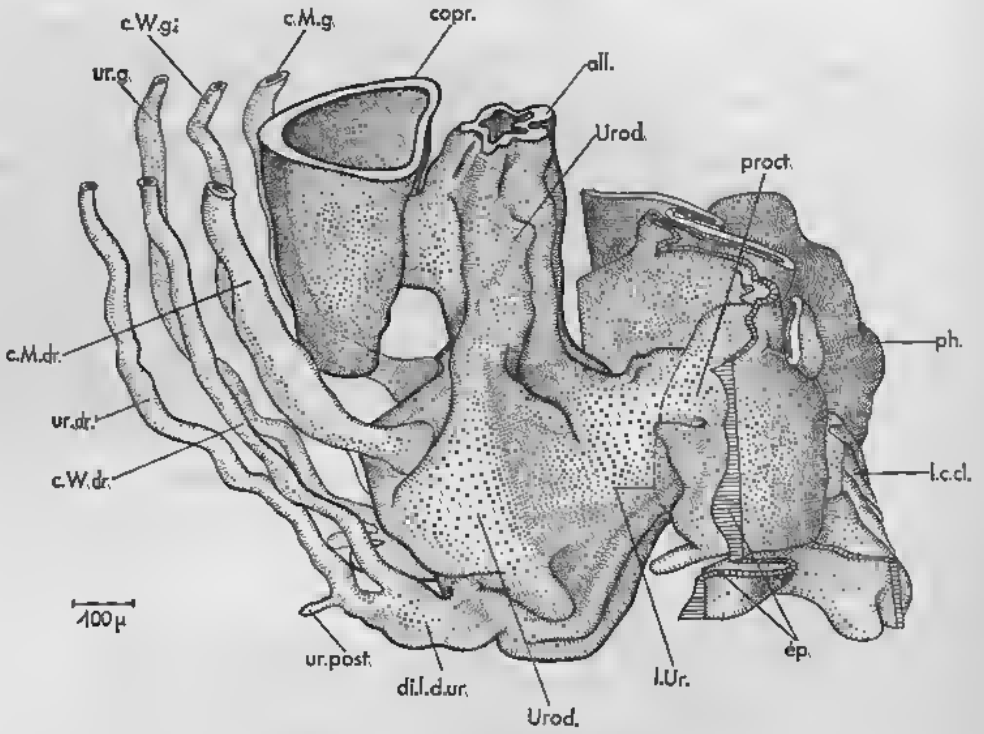


FIG. 29

Reconstitution graphique du cloaque d'un fœtus femelle de 407 mg, appartenant au groupe IX (E 1 Orv. 86); vue latérale montrant :

1. La communication étroite, par un isthme, entre coprodæum (copr.) et urodæum (Urod.); le coprodæum, très large, entoure partiellement l'isthme et se termine en cul-de-sac, au-dessous de lui;
2. La partie terminale des conduits urogénitaux : les canaux de Müller (c. M. dr. et c. M. g.) sont appliqués sur la paroi dorsale supérieure de l'urodæum et les canaux de Wolff (c. W. dr. et c. W. g.) et uretères (ur. dr., ur. g. et ur. post.), s'ouvrent dans deux diverticules latéro-dorsaux de l'urodæum (di. l.-d. Ur.);
3. La limite (l. Ur.) entre urodæum et proctodæum (proct.) qui extérieurement est délimité par les phallus (ph.) et les lèvres du cloaque (seule la lèvre caudale du cloaque, l. c. cl., est dessinée). (all. : allantoïde; ép. : épiblaste). [Gr. = 73.]

ce mouvement d'extension dorsale de l'urodæum se poursuivra après la naissance, dans le sens crânial. Ajoutons que, chez ces fœtus, la partie ventrale de l'urodæum s'est allongée en direction caudale et qu'elle se termine par une partie plus étroite, à hauteur de la lèvre caudale du cloaque (fig. 30 du texte). Entre l'isthme qui fait communiquer coprodæum et urodæum et l'ouverture de l'urodæum dans le proctodæum, il y a une distance longitudinale de 600 µ environ, chez le fœtus dont la région cloacale est représentée sur la figure 30 du texte. Le coprodæum — toujours plus large que l'urodæum — possède un épithélium formé d'une à trois assises de cellules cylindriques peu élevées, en disposition pseudostratifiée; de nombreuses cellules mucipares, de type caliciforme (dont le mucus se colore en rouge foncé après

Source : MNHN, Paris

la réaction à l'APS) sont présentes dans l'épithélium. L'isthme de communication du coprodæum avec l'urodæum est toujours étroit et possède un épithélium semblable à celui qui tapisse la paroi dorsale de l'urodæum, et formé de petites cellules à aire claire, en disposition pseudostratifiée; on n'y trouve que de rares cellules mucipares, dont le mucus est aggloméré en un amas sphérique; ces cellules font défaut dans l'urodæum (on en trouve, cependant,

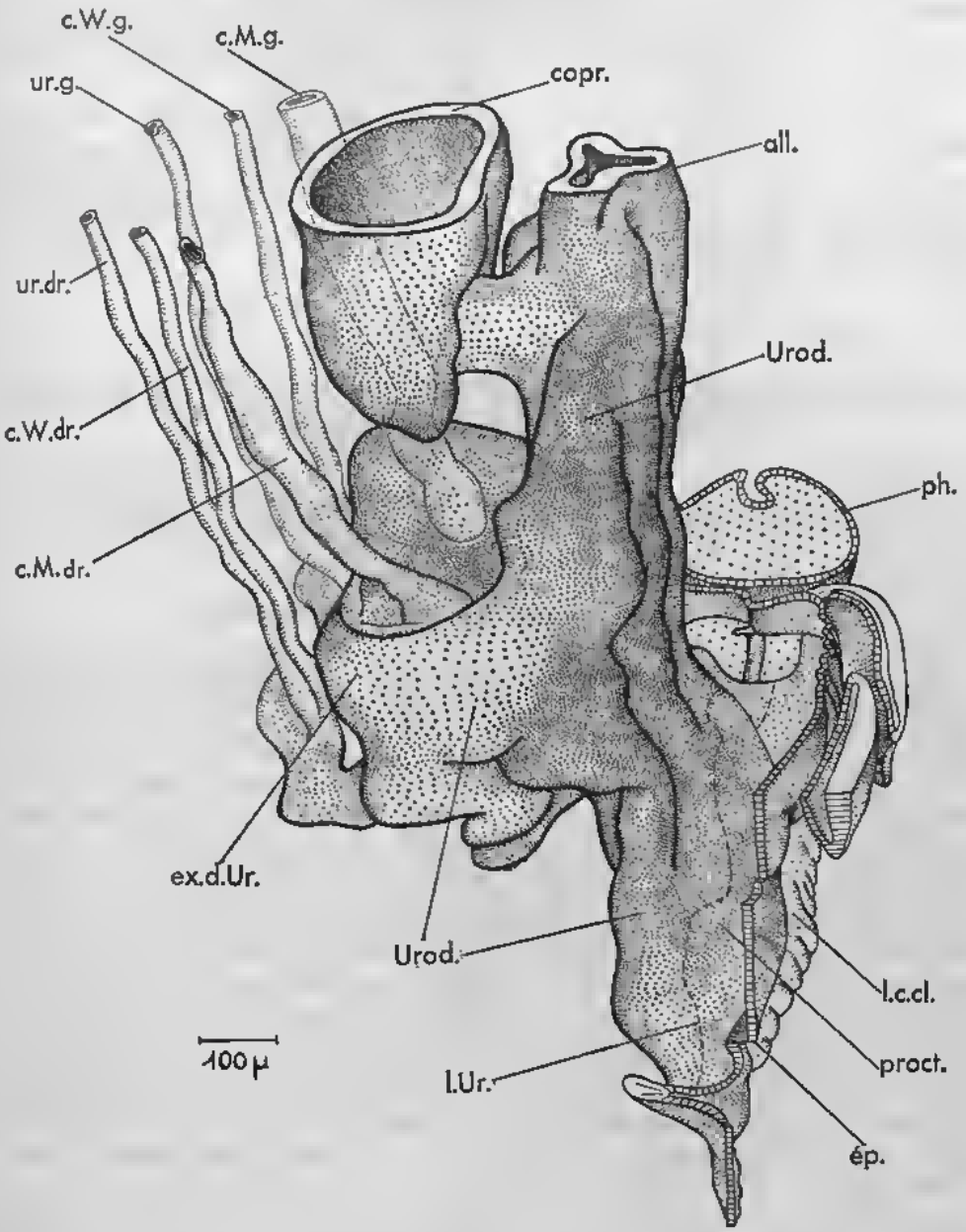


FIG. 30

Morphologie du cloaque de l'Orvet, à la fin de la vie fœtale; reconstitution graphique effectuée chez un fœtus femelle, pesant environ 450 mg (E 12 Orv. 86). En dessous de la communication entre coprodæum (copr.) et urodæum (Urod.), l'urodæum se développe dorsalement, en formant une poche; les canaux de Müller (c. M. dr. et C. M. g.) se terminent contre le toit de cette poche. Les canaux de Wolff (c. W. dr. et c. W. g.) et les uretères (ur. dr. et ur. g.), d'une part et les canaux de Müller, d'autre part, se trouvent ainsi situés de part et d'autre de cette poche ou expansion dorsale de l'Urodæum (ex. d. Ur.). Mêmes abréviations que sur la figure précédente. (Gr. = 98.)

Source : MNHN, Paris

sur les hords de l'ouverture de l'isthme, dans l'urodæum). La vessie s'individualise à partir de la portion de l'allantoïde située dans la cavité du corps, au-dessus de la chambre urodæale; elle s'entoure d'une épaisse assise circulaire de muscles lisses. Les glandes cloacales ectodermiques ventrales sont très développées à ce stade terminal de la vie fœtale : la partie distale des diverses glandes élémentaires est groupée en un amas situé entre la paroi ventrale de l'urodæum et le revêtement cutané; dans cet amas, les tubes épithéliaux sont séparés par des travées de tissu conjonctif; chez les fœtus des deux sexes, à ce stade (450-550mg) les cellules épithéliales de ces tubes sont bourrées de granulations éosinophiles situées dans le cytoplasme supranucléaire, granulations qui se déversent dans la lumière des glandes. Les glandes cloacales latérales et ventrales sont moins développées; elles ne sont pas encore groupées, mais des granules de sécrétion sont déjà présents dans leurs cellules.

Aux environs du stade de 500 mg, les phallus des fœtus des deux sexes sont rétractés dans des sortes de poches, diverticules ventraux des bords latéraux du proctodæum; ils sont entourés, là, de paquets de faisceaux musculaires; leur tissu conjonctif est dense, safranophile; l'épithélium de recouvrement est mince; le sillon spermatique est reconnaissable; il est vraisemblable qu'ils ont été amenés en cette position, par la traction du muscle rétracteur qui les prolonge caudalement.

B. — LA MORPHOLOGIE ET LA STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA RÉGION CLOACALE DE L'ORVET, APRÈS LA NAISSANCE

Nous avons suivi le développement de la région cloacale d'abord ches de jeunes Orvets sacrifiés quelques mois après leur naissance, puis chez des sub-adultes et des adultes.

Le cloaque des jeunes Orvets de sexe femelle

La configuration des différentes régions du cloaque, chez une femelle immature est représentée sur la reconstruction de la figure 31 du texte et sur le dessin d'une section sagittale (fig. 32 du texte) qui se rapportent à un Orvet pesant 4,7 g, mesurant 97,3 mm de l'extrémité du museau au cloaque et 21 cm de longueur totale, sacrifié au mois de juin.

Le coprodæum, fortement élargi dans le sens latéral communique toujours avec l'urodæum, par un isthme étroit; à hauteur de cet isthme, les horda latéraux du coprodæum se recourbent en direction ventrale et le coprodæum est disposé en fer à cheval, autour de l'isthme (phot. 47, pl. XXXIX); il continue, ensuite, à descendre longitudinalement (sur une hauteur d'environ 350 μ chez cet animal) au-dessous de l'isthme, puis il se termine en cul-de-sac. Un peu en arrière (caudalement) de ce cul-de-sac, l'urodæum a formé l'expansion dorsale (dont nous avons décrit la genèse aux stades fœtaux) et cette expansion s'est fortement développée en direction crâniale; elle forme maintenant une poche, aplatie dorso-ventralement (phot. 48, pl. XL), bifide à sa partie supérieure (on aperçoit ses deux pointes, sur la figure 31 du texte); chez cette femelle, cette poche urodæale dorsale mesure 800 μ de hauteur. Étant donné sa position dorsale, elle constitue un diverticule de l'urodæum, éloigné à la fois de la vessie et du coprodæum; c'est à sa hsae que s'ouvriront, plns tard, les canaux de Müller; elle doit avoir, manifestement, une fonction purement sexuelle; aussi la désignerons-nous, par le terme de « poche génitale urodæale » ou plus simplement « poche génitale »; (c'est le « sinus génital » ou « fossette génitale » des auteurs).

Les canaux de Müller se terminent contre la base ventrale de la poche génitale urodæale; ils ont la forme de conduits rubannés, très aplatis (phot. 48, pl. XL); dans leur partie terminale, souvent qualifiée de « segment vaginal », l'épithélium qui les horde est constitué d'une seule assise de petites cellules, parmi lesquelles on reconnaît des cellules ciliées; leur enveloppe conjonctive est assez épaisse; chez cette femelle de 4,7 g, les canaux de Müller ne s'ouvrent pas encore dans l'urodæum, mais se terminent par une partie dilatée, en cul-de-sac, contre la paroi ventrale de la poche urodæale, qui forme à ce nivesu une petite saillie dn côté interne; il existe donc, déjà à ce stade, deux « papilles génitales » recevant les extrémités caudales des canaux de Müller et proéminant dans l'urodæum.

Source : MNHN, Paris

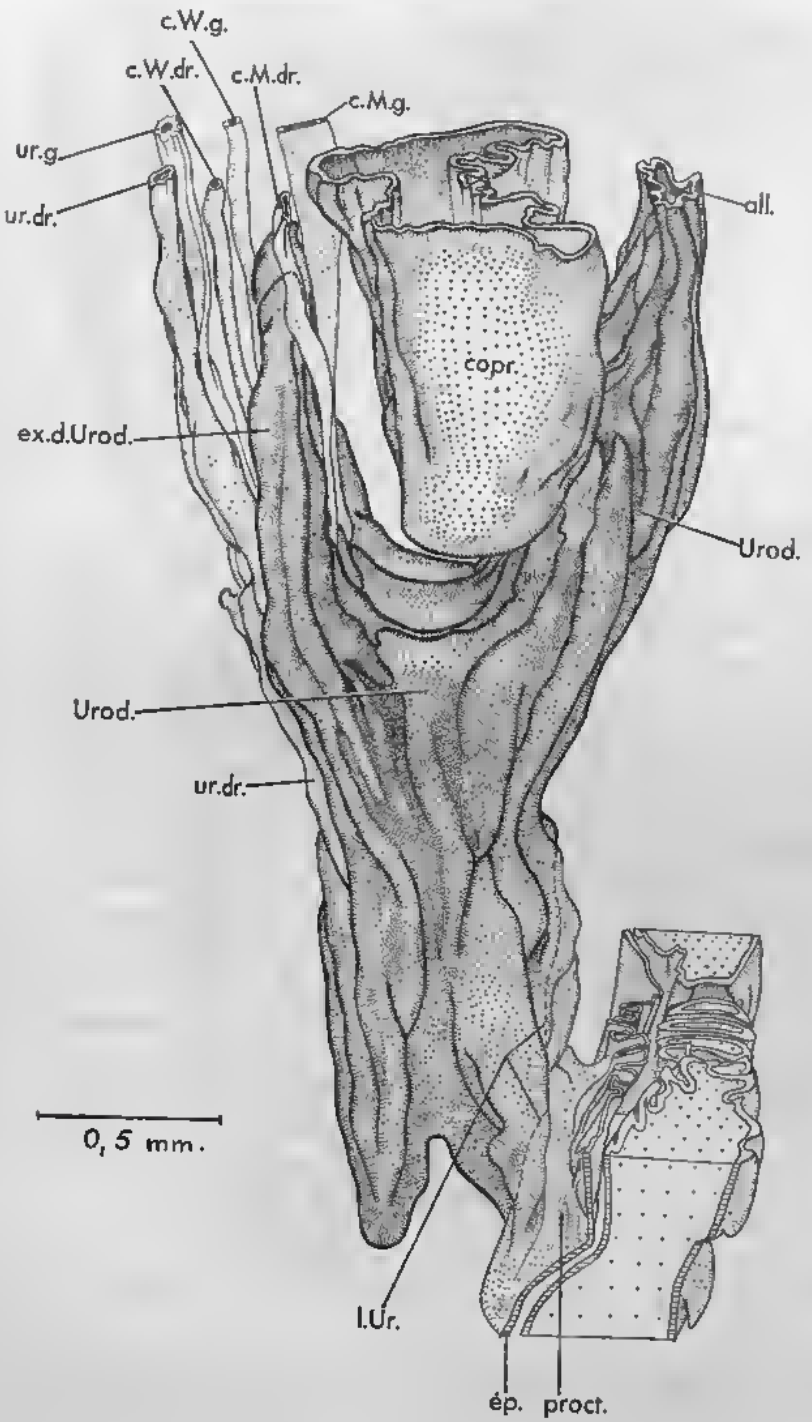


FIG. 31

Fig. 31 et 32 : Reconstitutions graphiques du cloaque d'un jeune Orvet femelle, pesant 4,7 g, mesurant 97,3 mm, de l'extrémité du museau au cloaque et 21 cm de longueur totale, sacrifié le 1er juin 1959 (Orv. 167).

FIG. 31 : Vue latérale externe. FIG. 32 : Coupe para-sagittale schématique (obtenue par la méthode projective de His), passant par les différentes chambres du cloaque et par les conduits urogénitaux.

L'urodaeum (Urod.) communique avec le coprodaeum (copr.), élargi et ayant la forme d'un fer à cheval, par un isthme étroit à épithélium plissé et entouré

Source : MNHN, Paris

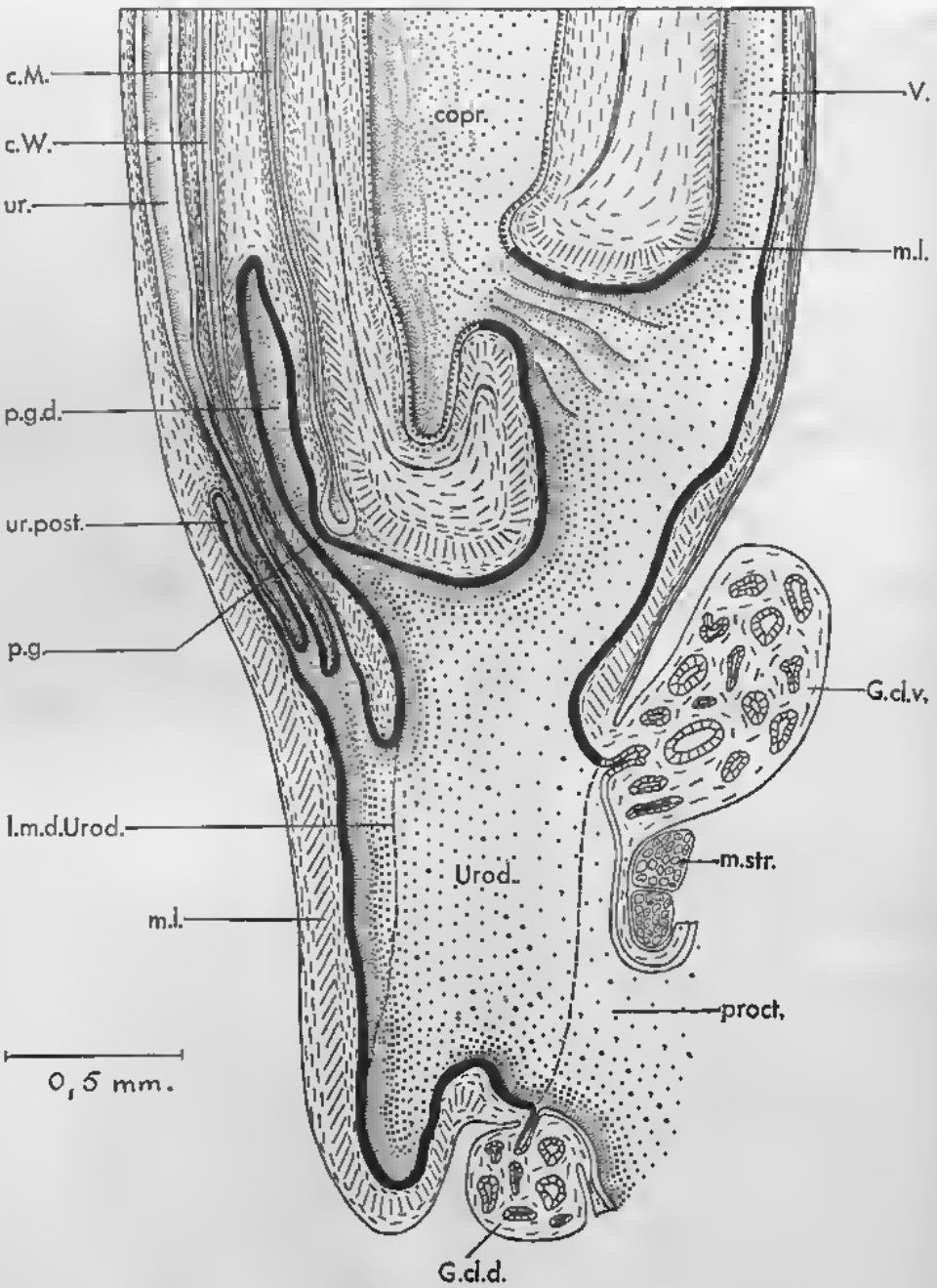


Fig. 32

par une couronne de muscles lisses (m. l., voir fig. 32); sa limite avec le proctodaeum (proct.), représentée par un trait discontinu, est déterminée par la nature des épithéliums, d'une part (l'épithélium de type urodaeal, muqueux, est représenté par un trait noir épais, l'épithélium proctodaeal kératinisé, par deux traits fins parallèles) et par l'abouchement des canaux excréteurs des glandes cloacales dorsale et ventrale (G. cl. d. et G. cl. v.), d'autre part. Les canaux de Müller (c. M. dr. et c. M. g.) sont des rubans aplatis (fig. 31) dont la partie terminale, renflée en bulbe, s'applique contre la base ventrale de la poche génitale dorsale (p. g. d.) ou expansion dorsale de l'urodaeum (ex. d. Urod.) et détermine, à ce niveau, la formation d'une saillie du côté interne, véritable papille génitale (p. g., fig. 32). Les canaux de Wolff (c. W.) et uretères (ur., ur. post.) s'ouvrent dans un diverticule dorsal de l'urodaeum et sont, sur une grande partie de leur longueur, tapissés par un épithélium de type urodaeal (fig. 32). [l. m.-d. Urod. : limite médio-dorsale de l'urodaeum, représentée par un trait discontinu; m. l. : muscles lisses; m. str. : muscles striés; V. : vessie.] (Gr. = 45.)

Source : MNHN, Paris

Les canaux de Wolff et les uretères s'ouvrent plus bas (environ 250 μ au-dessous du niveau du point d'ouverture des canaux de Muller sur le bord ventral de la poche), bien au-dessous de la poche génitale, dans la paroi dorsale de l'urodæum, de chaque côté, dans un large diverticule de l'urodæum; les deux diverticules se prolongent caudalement, à la façon de deux gouttières longitudinales parallèles, creusées dans la paroi dorsale de l'urodæum, jusqu'à hauteur de la terminaison caudale de l'urodæum. Sur une certaine longueur de son trajet terminal (environ 1 mm chez cette femelle), l'uretère (et il en est de même pour l'uretère postérieur) est tapissé (phot. 49 *a*, pl. XL) par un épithélium formé d'une à deux assises de cellules muqueuses, semblable à l'épithélium urodæal; puis, brusquement, cet épithélium fait place (phot. 49 *c*, pl. XL) à un épithélium de type différent, formé de hautes et étroites cellules cylindriques, riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS. La netteté de la zone de contact (phot. 49 *b*, pl. XL), suggère que l'on a affaire à deux épithéliums d'origine différente, et que l'épithélium qui tapisse ce segment terminal de l'uretère, provient de l'urodæum.

Au-dessous (caudalement) de son point de jonction avec le coprodæum, l'urodæum continue à descendre longitudinalement (sur une longueur d'environ 1,9 mm, chez cet animal) jusqu'à son ouverture dans le proctodæum; il a, grossièrement, une section transversale triangulaire, avec une base dorsale et une pointe ventrale; il est bordé par un épithélium comprenant deux à trois assises de cellules en disposition pseudo-stratifiée, l'assise superficielle étant formée de cellules cubiques, muqueuses; il s'élargit et s'évase légèrement, au niveau de son ouverture dans le proctodæum, qui est tapissé par un épithélium malpighien légèrement kératinisé; la limite entre urodæum et proctodæum est marquée par l'emplacement des orifices de débouchement les plus médians, des glandes cloacales.

Nous avons suivi le développement de la poche génitale urodæale dorsale, chez les jeunes femelles : elle atteint déjà 250 μ de hauteur, chez un Orvet femelle pesant 0,95 g, sacrifié au mois d'avril, mesurant 62 mm de l'extrémité du museau au cloaque, et dont l'âge doit être voisin de huit mois; chez cet animal, les deux pointes (saillies) sont peu marquées à son sommet. Chez une femelle pesant 2,8 g, sacrifiée au mois de juillet, mesurant 80,8 mm de l'extrémité du museau au cloaque, et vraisemblablement âgée d'un peu plus de deux ans, la poche atteint 300 μ de hauteur (du sommet de ses pointes, à sa base) et les pointes crâniales sont encore courtes. Chez une femelle pesant également 2,87 g, mais plus développée que la précédente (elle mesure 88,6 mm de l'extrémité du museau au cloaque et 19,1 cm de longueur totale), sacrifiée au mois de juillet, la hauteur totale de la poche est de 540 μ et, ici, les pointes sont bien individualisées, atteignant environ 225 μ de hauteur; le restant de la poche (partie impaire) mesure 315 μ de hauteur. Chez une femelle de 3 g (sacrifiée au mois de mai et mesurant également 88,5 mm de l'extrémité du museau au cloaque), la hauteur totale de la poche est d'environ 400 μ; et les pointes sont ici, aussi, bien formées puisqu'elles atteignent une longueur de 215 μ. Enfin, chez une femelle immature, pesant 9 g, la hauteur totale de cette poche génitale dorsale est de 1 mm.

Le cloaque des Orvets femelles immatures

Nous avons étudié, histologiquement, le cloaque d'un Orvet femelle immature, pesant 9 g, sacrifié le 16 mai 1966 et mesurant 10,5 cm de l'extrémité du museau au cloaque et 23,7 cm de longueur totale.

La région cloacale, fixée au Bouin, a été débitée en coupes sagittales sériées; les sections ont été colorées soit à l'hémalun-éosine-safran, soit au muci-carmin, ou traitées par la méthode à l'APS. Une reconstruction graphique, obtenue par superposition de dessins à la chambre claire, des sections sagittales médianes, est reproduite sur la figure 33 du texte.

Le coprodæum, chambre terminale du rectum, dilaté par des matières fécales, a une forme cylindrique et un grand axe disposé longitudinalement; son trajet est parallèle au bord ventral du rein; il ne présente qu'un cul-de-sac postérieur peu marqué; il communique avec l'urodæum, par un passage oblique, dirigé ventro-caudalement, dans lequel l'épithélium forme de nombreux replis. Le changement de type de l'épithélium se fait à peu près à mi-parcours, dans ce passage : du côté crânial, on trouve l'épithélium de type intestinal avec de hautes cellules cylindriques, alternant avec les cellules mucipares caliciformes; dans la moitié caudale, l'épithélium est de type urodæal, avec une rangée superficielle de cellules muqueuses;

Source : MNHN, Paris

ce changement de type épithélial ne se fait pas exactement au même niveau, dans tous les plis de ce passage.

La forme de l'urodæum apparaît sur le dessin de la figure 33, du texte; crânialement, cette chambre cloacale présente une petite expansion située en avant du passage conduisant au coprodæum; la vessie s'ouvre à la base ventrale de cette expansion, par un conduit étroit, tapissé par un épithélium, d'abord semblable à celui de l'urodæum, puis qui devient progressivement différent, au fur et à mesure qu'on s'éloigne en direction crâniale : les cellules glandulaires, riches en mucopolysaccharides acides, ne sont plus aussi serrées, elles alternent avec des cellules non glandulaires (dans le col de la vessie, qui correspond au pédicule de l'allantoïde) puis, dans la vessie proprement dite, l'épithélium est surtout formé de cellules en forme de dôme qui ne contiennent des mucopolysaccharides acides que dans leur partie apicale.

L'urodæum possède une poche génitale dorsale bien développée, atteignant 1 mm de longueur et tapissée par le même épithélium que celui qui horde la cavité principale de l'urodæum; cet épithélium atteint une quarantaine de μ de hauteur, il comporte deux à trois assises de cellules, l'assise superficielle étant formée de grandes cellules régulièrement disposées côte à côte, serrées, avec une haute partie cytoplasmique renfermant des grains de sécrétion qui se colorent intensément par l'APS, retiennent, moins intensément, le bleu alcian et doivent, donc, contenir une certaine proportion de mucopolysaccharides acides. La chambre urodæale, allongée dans le sens longitudinal, présente dans sa partie postérieure dorsale un récessus, au fond duquel l'épithélium est très plissé, puis elle se continue par une partie plus étroite, dirigée ventro-caudalement, qui s'ouvre, un peu plus bas, dans le proctodæum; la hauteur totale, mesurée dans le sens cranio-caudal, de l'urodæum, est de 3 mm. Fait important, on voit très bien sur les coupes, le passage des matières fécales du coprodæum, à travers le col qui réunit ce conduit, à l'urodæum et on les retrouve dans la cavité principale de l'urodæum; par contre, elles ne pénètrent pas dans la poche génitale dorsale, ni dans le récessus crânial, ventral, de l'urodæum.

En section sagittale (fig. 33 du texte) le proctodæum présente une lumière étroite; il décrit une courbe convexe caudalement, puis remonte légèrement, en direction crânio-ventrale et s'ouvre à l'extérieur; de part et d'autre de sa cavité, existent les épais faisceaux de muscles striés, des lèvres du cloaque. La limite entre l'épithélium urodæal et celui du proctodæum est bien nette : l'épithélium urodæal possède, comme nous l'avons dit, une assise cellulaire superficielle riche en mucopolysaccharides acides; cette assise n'existe pas dans le proctodæum qui est tapissé par un épithélium malpighien stratifié; à la limite entre urodæum et proctodæum s'ouvrent les glandes cloacales, dont les cellules contiennent un abondant matériel donnant une réaction positive à l'APS.

La configuration générale du cloaque de l'Orvet, telle que la figure 33 du texte la met en évidence, attire l'attention sur les particularités suivantes :

L'urodæum présente deux sortes de diverticules (d1 et d2), dans sa partie crâniale; le coprodæum s'ouvre sur le côté dorsal du diverticule d1; il est probable que cette disposition

FIG. 33

Reconstitution graphique (obtenue par superposition de plusieurs coupes sagittales), d'une section médio-sagittale, dans le cloaque d'un Orvet femelle, immature, pesant 9 g, sacrifié le 9 mai 1966 et mesurant 10,5 cm de l'extrémité du museau au cloaque et 23,7 cm de longueur totale (Orv. 682). Noter :

1. Que la lumière du proctodaeum (proct.) est devenue étroite par suite du rapprochement de ses parois dortale et ventrale : les orifices excréteurs de la glande cloacale dorsale (G. cl. d.) et ceux de la glande cloacale ventrale (G. cl. v.) sont maintenant voisins (comparer avec la fig. 32);

2. Qu'une forte saillie musculeuse (s.) de la paroi crâniale de l'urodaeum, sépare la poche génitale dorsale (p. g. d.) qui forme un large diverticule (d_2), du passage (p.), situé entre coprodaeum (copr.) et urodaeum (Urod.) et qu'un autre diverticule (d_1) de l'urodaeum, entouré de muscles lisses (m. l.), est placé entre les ouvertures, dans l'urodaeum, du coprodaenm et de la vessie. Ces dispositions doivent permettre à l'urodaenm de fouctionner soit comme chambre cloacale, soit comme chambre urogénitale (voir le texte, p. (46). [c. M. : canal de Müller; c. W. canal de Wolff; l. c. Urod. : limite caudale de l'urodaeum; m. l. : muscles lisses; m. str. : muscles striés; o. cl. ext. : orifice cloacal externe; o. ur. g. : ouverture de l'uretère gauche dans la cavité de l'urodaeum; p. g. : papille génitale; ur. : uretère; ur. post. : uretère postérieur; V. : vessie.] (Gr. = 25.)

Source : MNHN, Paris

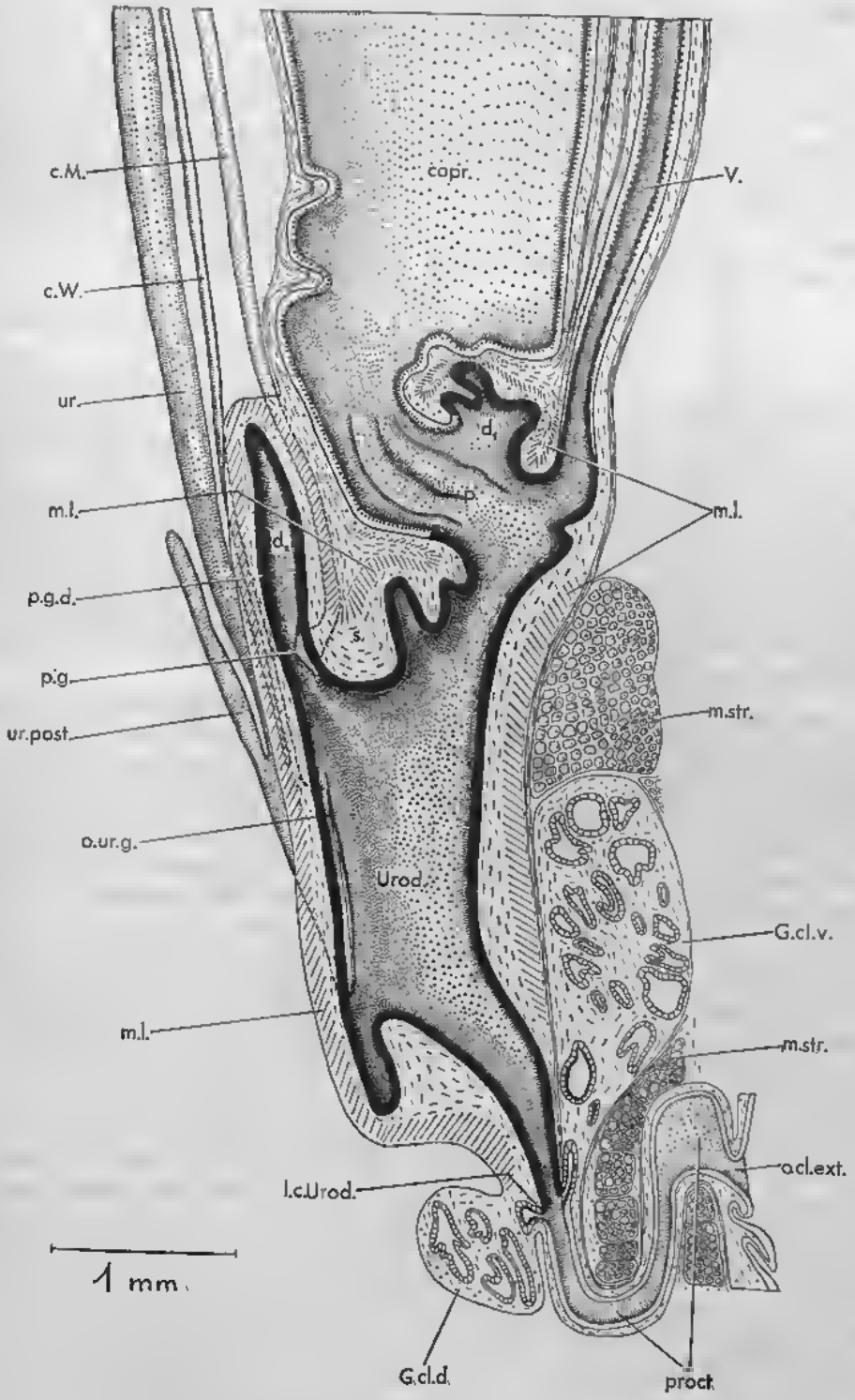


Fig. 33

Source : MNHN, Paris

facilite son occlusion à certains stades. La vessie s'ouvre sur le côté ventral du même diverticule d1, juste en face de l'ouverture du coprodæum; l'ouverture de la vessie dans l'urodæum est ainsi très éloignée de l'ouverture des uretères, ouverture située sur la paroi dorsale de la partie postérieure de l'urodæum. Une forte saillie musculeuse, *s.*, de la paroi crâniale de l'urodæum, sépare la poche génitale dorsale (diverticule d2, de la figure), du passage *p.* que doivent emprunter les matières fécales; cette saillie contient une musculature lisse, abondante et il est possible qu'à certains stades physiologiques (accouplement, ponte des œufs, etc.) cette saillie vienne obturer le passage *p.*; alors, l'urodæum fonctionnerait comme une chambre purement urogénitale; aux autres périodes, l'urodæum semble devoir fonctionner comme une chambre cloacale, car nous avons noté la présence, dans sa cavité, de matières fécales provenant du coprodæum; dans l'urodæum, elles doivent se mélanger avec l'urine, qui s'écoule par les orifices des uretères, sur la paroi dorsale de l'urodæum.

Le cloaque des Orveta femelles adultes

La région cloacale de onze Orvets femelles adultes a été étudiée histologiquement, sur des coupes sériées transversales; ces Orvets mesuraient de 16 à 22 cm de l'extrémité du museau au cloaque et pesaient de 16 à 33,5 g. Trois de ces femelles ont été capturées en avril et en mai, les autres en juin et juillet. La plupart de ces dernières avaient, dans les utérus, des œufs à divers stades de leur développement. Des reconstructions graphiques de la région cloacale de ces femelles ont été effectuées; quatre d'entre elles, relatives à deux Orvets femelles, sont reproduites ici (fig. 34 à 37 du texte); à partir de ces reconstructions, il a été possible, de réaliser une vue perspective, semi-schématique (fig. 38 du texte), montrant la configuration générale, dans l'espace, du cloaque de l'Orvet femelle adulte. L'étude topographique, d'après ces reconstructions et l'étude des coupes histologiques apportent, sur la structure du cloaque, les renseignements suivanta :

Le coprodæum, chambre terminale du rectum, est très large; il atteint un peu plus de 3 mm de dismètre transversal; il communique avec l'urodæum par un conduit relativement étroit, mesurant environ 0,8 à 1 mm de diamètre, et 1 à 1,4 mm de longueur; mais il forme, auparavant, un repli annulaire assez long autour de la partie supérieure de ce conduit (fig. 34, 36, 38 du texte et phot. 50, pl. XLI); et, chez quelques individus, ce repli se prolonge sur toute la hauteur du conduit de communication; ce dernier est entouré d'épais faiscesux de muscles lisses disposés circulairement; il est tapissé, dans son tiers antérieur, par un épithélium de type intestinal à cellules muqueuses caliciformes ou fusiformes, contenant un matériel donnant une forte réscton positive à l'APS; dans son trajet moyen et postérieur, il est tapissé du côté ventral, par un épithélium formé de cellules prismatiques à cytoplasme clair, rappelant un peu l'épithélium du col vésical; du côté dorsal, il est encore tapissé dans sa partie moyenne, par nn épithélium du type intestinal; au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'ouverture du conduit, dans l'urodæum, l'épithélium formé de cellules prismatiques, claires, s'étend davantage du côté dorsal, au détriment de l'épithélium intestinal; ce dernier fait défaut aux approches de l'ouverture du conduit, dans l'urodæum : là, l'épithélium est formé presque entièrement de grandes cellules à cytoplasme clair; mais sur le hord dorsal de l'ouverture, on reconnaît l'épithélium urodæal (qui prolifère et s'épaissit à la période de l'accouplement). Ce conduit de jonction coprodæum-urodæum s'ouvre dans l'urodæum, à un niveau transversal, qui est aussi le niveau auquel la vessie s'ouvre dans l'urodæum; à partir de ce nivesu, l'urodæum prend d'abord la forme d'une chambre relativement étroite, de section elliptique, à giand axe disposé dans le sens latéral, entourée d'une épaisse couche musculaire lisse, à disposition circulaire; la hauteur cranio-caudale de cette chambre est de 1 à 1,2 mm; puis, l'urodæum s'élargit du côté dorsal et cet élargissement conduit dans la poche génitale qui s'étend en direction cranio-dorsale; cette poche (phot. 51, pl. XLI), dont la hauteur totale est comprise entre 1,3 et 2,5 mm, est composée d'une partie inférieure impaire (mesurant de 0,6 à 1,5 mm de hauteur) qui se hifurque en deux prolongementa crâniaux (dont la longueur est comprise entre 0,5 et 1 mm) recourbés latéralement. La largeur de la poche (mesurée dans le sens latéral, dans un plan transversal) est comprise entre 3 et 4 mm. Des glandes muqueuses (dont la sécrétion se colore fortement en rouge violacé après la réaction à l'APS et un peu moins fortement par le muci-carmin) entourent les parois des parties crâniales de la poche et s'ouvrent dans leur lumière (phot. 52 et 53, pl. XLII); elles sont particulièrement développées à la période

Source : MNHN, Paris

de l'accouplement et, peut-être, leur sécrétion joue-t-elle un rôle dans la copulation. La paroi de la poche génitale comporte une épaisse assise de muscles lisses et sur la ligne médio-dorsale de la poche, existe un faisceau musculaire lisse, cylindrique, assez épais, qui descend en direction longitudinale.

Chaque oviducte (son segment vaginal) s'ouvre à la base de la poche génitale, sur sa paroi ventrale (fig. 37 du texte); le tissu conjonctif qui entoure ce segment vaginal forme une petite saillie dans la lumière de la poche, sorte de papille génitale, qui n'est réellement saillante que chez les animaux capturés au cours des mois d'avril et de mai, c'est-à-dire pendant la période d'accouplement; cette saillie s'efface ensuite et, chez les femelles en gestation, nous avons trouvé

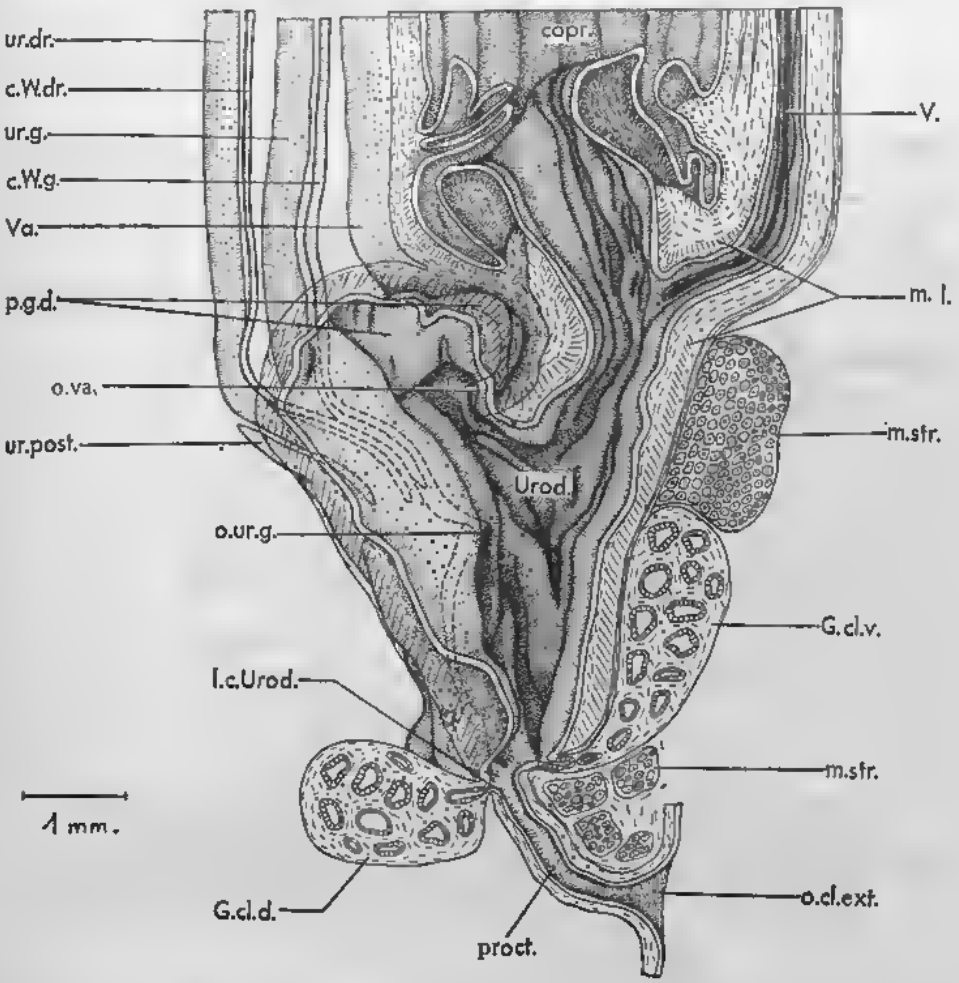


FIG. 34

Reconstitution graphique du cloaque d'un Orvet femelle, adulte, mesurant 21,9 cm de longueur (extrémité du museau-cloaque) (Orv. 204), sacrifié le 13 juillet 1959 (il s'agit d'une femelle en gestation, ayant des embryons pesant de 80 à 100 mg). Coprodaeum (copr.), vessie (V.), proctodaeum (proct.) et moitié ventrale de l'urodaeum, sont représentés, coupés dans le plan médian; la moitié dorsale de l'urodaeum est représentée, coupée selon un plan oblique, passant par le grand axe d'un des lobes de la poche génitale dorsale (p. g. d.) bifide, de façon à mettre en évidence les deux crêtes des uretères (voir le texte). Ces crêtes sont des plis de l'urodaeum qui partent de chacun des lobes de la poche génitale dorsale et qui, au niveau de l'ouverture des uretères (o. ur. g. : ouverture des uretères gauches) dans la cavité urodaeale, se fissurent en deux plis, laissant entre eux une gouttière ou un sillon, qui descend jusqu'au proctodaeum (le bord caché des deux gouttières est indiqué par un trait discontinu, sur le dessin). Le segment vaginal (Va.) des oviductes, s'ouvre (o. va.) dans l'urodaeum, à la base ventrale de la poche génitale dorsale (autres abréviations, comme dans les figures précédentes). (Gr. = 13.)

Source : MNHN, Paris

le segment vaginal des oviductes largement ouvert dans la paroi de la poche, sans surélévation à ce niveau et parfois, avec un léger enfoncement de la paroi.

Caudalement par rapport à la base de la poche génitale, l'urodæum se présente sous la forme d'une chambre, grossièrement cylindrique, dont la paroi forme des plis longitudinaux; la longueur de la chambre, mesurée dans le sens longitudinal, est d'environ 3 mm; à hauteur de l'ouverture de la poche génitale dans l'urodæum, deux saillies médianes des parois latérales de l'urodæum subdivisent incomplètement la cavité urodæale en une portion ventrale et en une portion dorsale, qui ne communiquent que par une ouverture étroite; cette subdivision

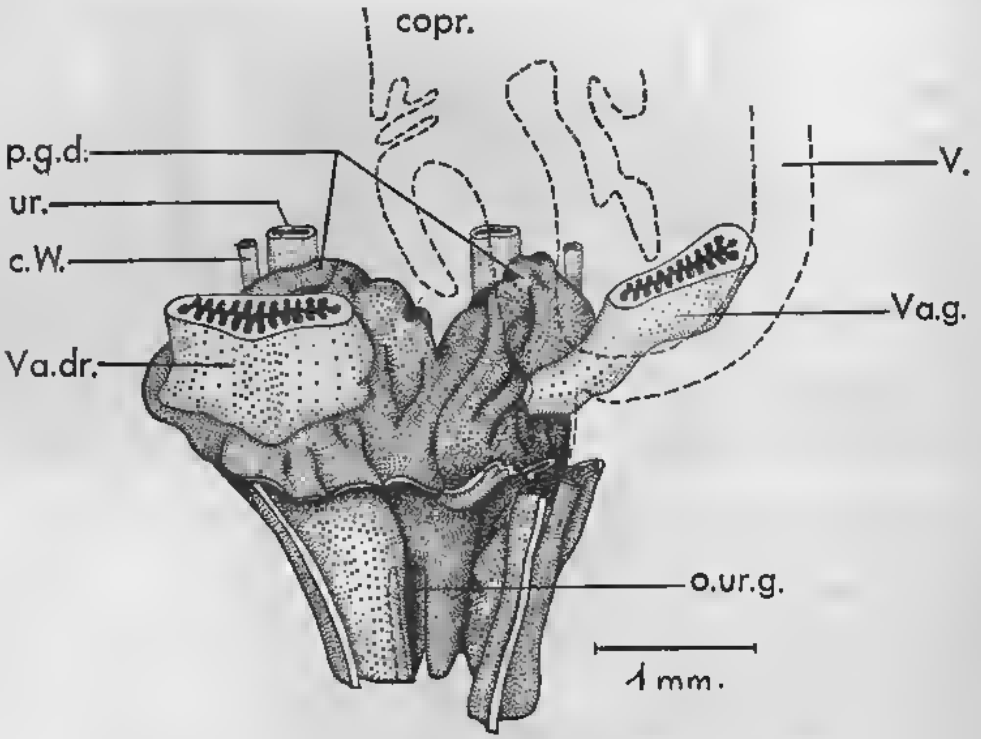


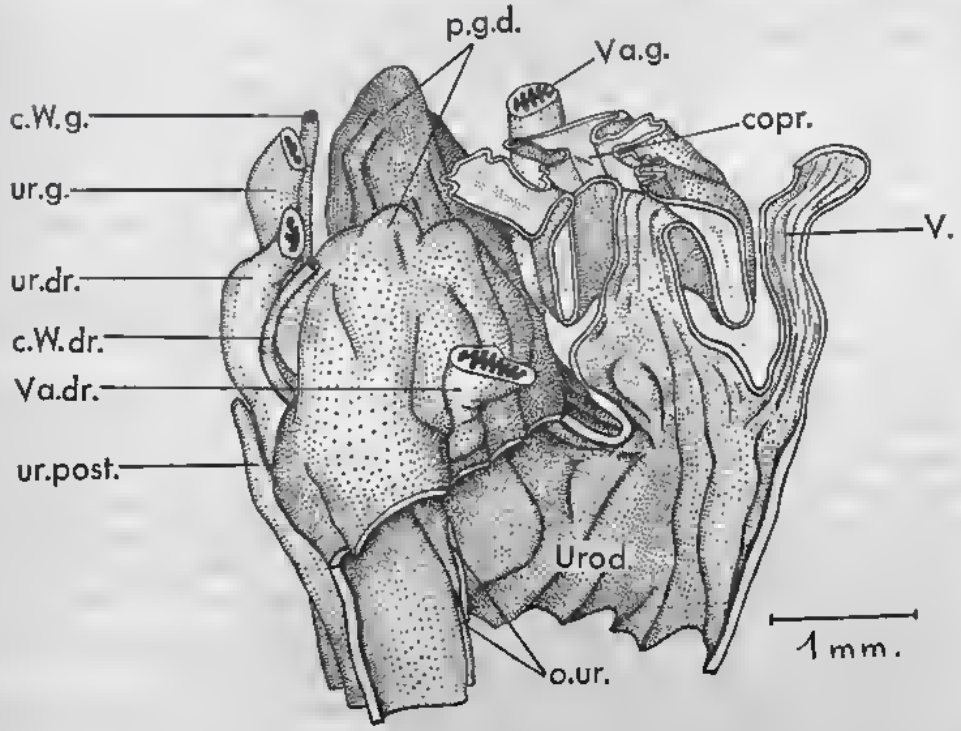
FIG. 35.

Vue latéro-ventrale, de la partie crâniale de l'urodaeum, reconstitué sur la figure 34. Afin de mettre en évidence la forme (bifide) de la poche génitale dorsale (p. g. d.), on a supposé, enlevés, le coprodaeum, la vessie et le segment urodaeal, qui leur fait suite; on a de plus, sectionné la partie de l'urodaeum, située sous la poche dorsale, de façon à montrer les crêtes sur lesquelles s'ouvrent les uretères (o. ur. g. est l'orifice des uretères gauches). [Va. dr. et Va. g. : segment vaginal droit et segment vaginal gauche.] (Gr. = 20.)

n'existe que sur une hauteur d'environ 150 μ; caudalement, l'urodæum a la forme d'un conduit cylindrique à section ovoïde, légèrement aplati latéralement; en plus des deux crêtes dorsales (uretérales), il existe, sur chaque côté, trois à cinq saillies longitudinales formées par chaque paroi latérale, et une saillie ventrale, plus petite.

Uretères et canaux de Wolff descendent le long de la paroi dorsale de l'urodæum; ils pénètrent dans l'épaisseur de la paroi dorsale de la poche génitale, un peu au-dessous du niveau auquel la poche se subdivise; là, le tissu conjonctif de la paroi de la poche forme, de part et d'autre d'une petite saillie située dans le plan médian, deux crêtes longitudinales; c'est dans l'épaisseur de chacune de ces crêtes que pénètrent uretère et canal de Wolff; la saillie médiane entre les crêtes s'atténue, s'efface, fait place à un sillon et les deux crêtes proéminent seules sur la paroi dorsale de l'urodæum, simplement séparées par une dépression sur la ligne médio-dorsale (fig. 34 et 38 du texte et phot. 54, pl. XLIII); ces deux crêtes s'étendent longitudinalement, en direction caudale et leur partie la plus saillante se situe à environ 1,5 mm

Source : MNHN, Paris



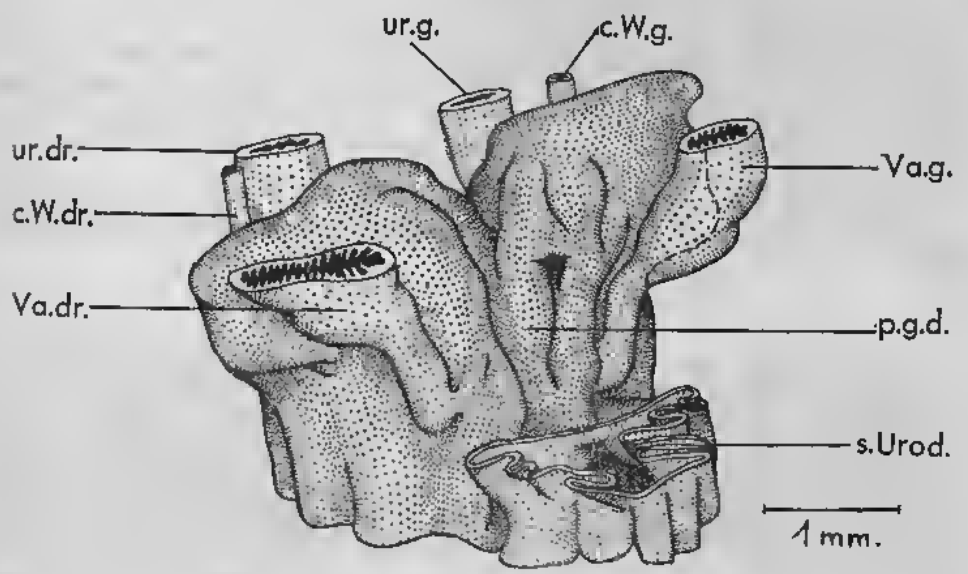


FIG. 36 ET 37

Reconstitutions graphiques de la partie crâniale du cloaque d'un Orvet femelle, adulte, pesant 33,5 g, sacrifié le 12 mai 1959 (Orv. 148). Sur la figure 36, coprodaeum, vessie et moitié ventrale de l'urodaeum sont sectionnés selon un plan médian; une moitié de la poche génitale dorsale a été sectionnée à sa base, pour montrer les « crêtes uretérales ». La figure 37 représente une vue latéro-ventrale de cette partie du cloaque. (Mêmes abréviations que pour les figures précédentes et s. Urod. : section de l'urodaeum.) [Gr. = 18,5, fig. 36 et 17, fig. 37.)

Source : MNHN, Paris

de distance, en direction caudale, par rapport à leur partie crâniale, partie qui se trouve située dans le plan transversal dans lequel les vagins s'ouvrent dans la poche génitale; c'est dans cette partie la plus saillante des crêtes, que les canaux de Wolff, réunis aux uretères, viennent s'ouvrir à la surface de chaque crête, par un méat en forme de fente (phot. 55, pl. XLIII); chaque ouverture est prolongée, caudalement, par un sillon longitudinal encadré par deux replis, chaque crête se fissurant longitudinalement au-dessous de l'ouverture; les deux bords de chaque fissure forment progressivement, de simples plis de la paroi de l'urodæum; ces deux sillons urinaires s'étendent presque jusqu'à la partie terminale de la paroi dorsale de l'urodæum. Ainsi, chaque crête, crânialement par rapport à l'ouverture des uretères, forme une surélévation oblongue, à grand axe longitudinal, d'environ 1,5 à 2 mm de longueur; son épaisseur (sa largeur, mesurée dans un plan transversal) ne dépasse pas 0,8 mm; si l'on voulait conserver à cette formation, le nom de papille urinaire, il faudrait la considérer comme une papille peu saillante (elle ne fait saillie que de 1 mm environ dans sa partie la plus élevée), très étirée dans le sens longitudinal; mais, sans doute, le terme de « crête uretérale » convient mieux.

Dans sa partie sub-terminale, l'urodæum a une forme grossièrement cylindrique et est entouré d'un manchon épais de muscles lisses; l'ensemble mesure environ 2 mm de dismètre; sa paroi conjonctive forme toujours des plis longitudinaux et on observe, à nouveau, ici, deux plis médians très accusés qui subdivisent la lumière en une portion dorsale et une portion ventrale communiquant par un passage étroit; la portion ventrale s'étire latéralement, la portion dorsale se réduit progressivement, et, dans sa partie terminale, l'urodæum se présente en section transversale, sous forme d'une fente, ou d'une boutonnière étirée latéralement, et il passe, ainsi, au proctodæum. La hauteur totale de l'urodæum, mesurée le long d'un axe longitudinal, est de 3 à 4 mm, suivant les individus.

Le proctodæum a, en aection sagittale, une forme sinueuse et il est bordé par un épithélium malpighien stratifié, légèrement kératinisé en surface.

Les glandes cloacales comprennent : *a.* un massif ventral placé entre la paroi ventrale de l'urodæum et un épais massif musculaire strié, sous-cutané; cet amas glandulaire ventral est constitué par des ensembles de tubes sécréteurs groupés en qustre lobes principaur, séparés par des travées conjonctives; *b.* une couronne de glandes dorso-latérales, formant un demi-annesu courbé en fer à cheval autour de la partie terminale de l'urodæum; ces glandes dorso-latérales s'ouvrent, par une série de canaux excréteurs (on en dénombre plus de 12), dans le proctodæum, sur le pourtour de l'orifice de l'urodæum. Les glandes cloacales ventrales s'ouvrent à la limite urodæum-proctodæum; nous avons trouvé quelques canaux excréteurs, encastrés dans l'épitbélium, mucifié en surface, de l'urodæum, mais tout près du proctodæum et communiquant également avec lui.

Les phallus, atrophiques sont toujours logés dans un diverticule interne des bords latéraux du proctodæum, enfoncés entre de gros paquets de muscles striés et des amas de tissu conjonctif dense.

*
* *

La structure histologique des voies génitales de l'Orvet varie en fonction de l'activité des glandes endocrines et plus particulièrement des ovaires; elle est donc différente, aux diverses époques de l'année et selon que l'on a affaire à des animaux en repos sexuel, prêts à s'accoupler ou en gestation. Les travaux de Rollinat R. (1897, 1934), de Cunningham J. T. et Smart W.A.M. (1935), de Jacobi L. (1936), de Saint-Girons H. (1963) ont apporté des renseignements sur les variations saisonnières de structure, des organes génitaux et, en particulier, sur les récepteurs sexuels tels que les différents segments des conduits génitaux (ostium, trompe, utérus, vagin).

On ne dispose que de peu de données, en ce qui concerne l'urodæum; deux d'entre nous ont mentionné précédemment (Raynaud J. et A., 1963) quelques-unes de ses caractéristiques; nous décrivons, ici, les principales variations observées dans la structure histologique de ses parois, au cours de différentes phases de son activité génitale.

Chez les Orvets femelles capturés au mois d'avril et de mai (période de l'accouplement), les ovaires contiennent des follicules mûrs; l'urodæum est, alors, bordé d'un épithélium pluristratifié possédant une couche malpighienne épaisse, avec des assises superficielles pavimenteuses, stratifiées, non kératinisées (pbot. 53 et 57, pl. XLII et XLIV); cet épitbélium atteint 100 à 175 μ d'épaisseur et comporte dix à vingt assises de cellules à petit noyau, très

Source : MNHN, Paris

serrées; cet épithélium épais, ne se kératinise pas, mais des lambeaux de sa partie superficielle (comportant de deux à dix couches cellulaires) sont rejetés dans la lumière (ceci est schématisé sur la figure 38 du texte); c'est là l'image qui s'observe au point culminant de l'œstrus; chez d'autres femelles, à la même époque, l'assise superficielle des cellules de la couche malpighienne est formée d'éléments cubiques, peu élevés, contenant un mucus donnant une réaction positive à l'APS (phot. 60, pl. XLVI).

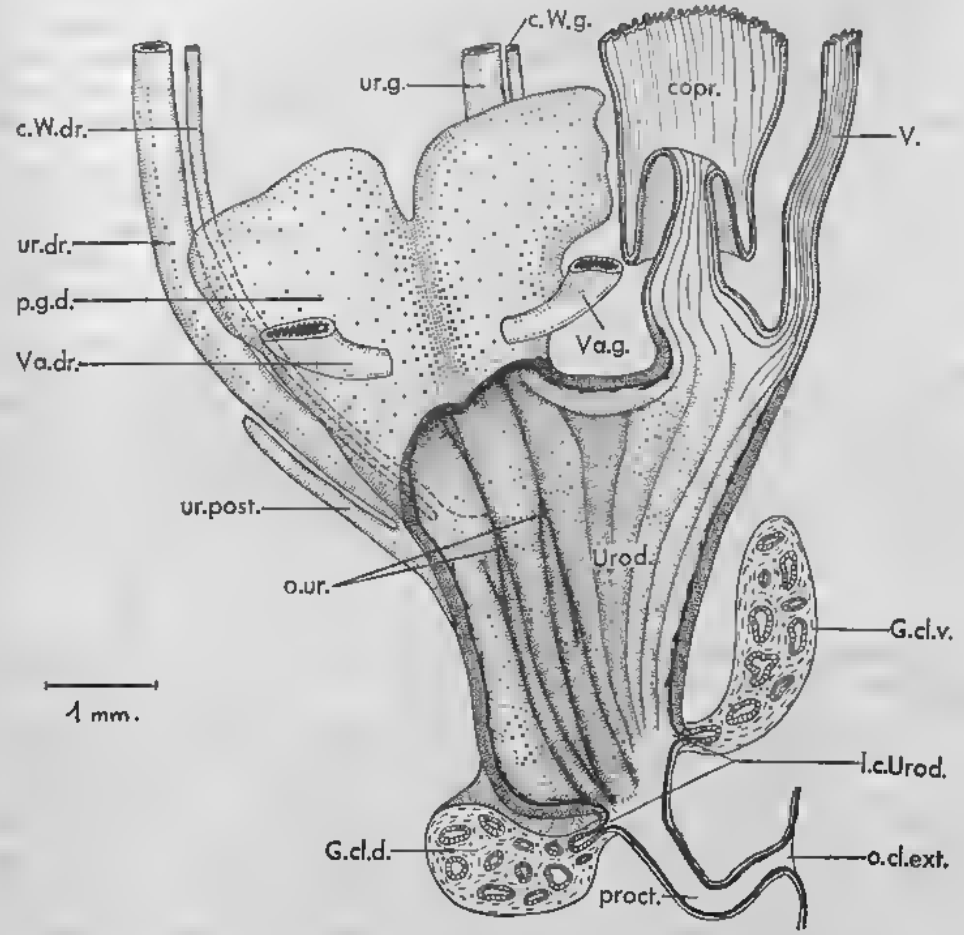


FIG. 38

Configuration générale du cloaque, chez l'Orvet femelle adulte : on a représenté la totalité de la poche génitale dorsale (p. g. d.) et ouvert coprodaeum (copr.), vessie (V.), urodaeum (Urod.) et proctodaeum (proct.), de façon à montrer leurs rapports. L'urodaeum, limité crânialement par la vessie et l'isthme qui l'unit au coprodaeum, caudalement, par le proctodaeum, aux points où s'abouchent les canaux des glandes cloacales (G. cl. d. et G. cl. v.), est une large chambre dont la paroi est fortement plissée; deux de ces plis représentent les crêtes des uretères et se divisent en deux plis, au niveau où les uretères s'ouvrent dans la cavité urodaeale. Crânialement, l'urodaeum forme une poche génitale, bifide, à la base de laquelle viennent s'ouvrir les segments vaginaux des oviductes (Va. dr. et Va. g.). (autres abréviations, comme dans les figures précédentes). [Gr. = 13,7.]

La localisation de cet épithélium pluristratifié pavimenteux, épais, est indiquée sur la figure 38 du texte, se rapportant à un Orvet femelle de 33,5 g sacrifié le 12 mai 1959 : cet épithélium tapisse toute la poche génitale dorsale et son extrémité bifide; il remonte légèrement, dans la paroi dorsale du conduit qui unit l'urodæum au coprodæum; et ensuite, il tapisse les parois de toute la partie de l'urodæum qui est située en arrière (caudalement) de la poche génitale; il est un peu plus épais sur les parois dorsale et dorso-latérales, que sur la paroi ventrale, mais, chez ces animaux en œstrus, il est également présent sur la paroi

Source : MNHN, Paris

ventrale et ceci, jusqu'au proctodæum. Ainsi, une coupe histologique transversale de l'urodæum à ce stade du cycle ovarien, offre une image (phot. 57, pl. XLIV) voisine de celle du vagin d'un Rongeur en œstrus.

Cette prolifération et cette pluristratification de l'épithélium s'observent également, mais à un moindre degré, dans les extrémités caudales des uretères et parfois dans la partie tout à fait terminale du canal de Wolff. Dans le segment postérieur de l'uretère, l'épithélium pluristratifié possède une assise superficielle de hautes cellules prismatiques contenant un mucopolysaccharide se colorant fortement en rouge foncé, après la réaction à l'APS.

Les glandes muqueuses qui s'ouvrent dans la partie crâniale de la poche génitale sont particulièrement développées aux mois d'avril et de mai : leurs cellules sont hautes, avec un noyau refoulé à la base et leur cytoplasme est riche en un matériel donnant une réaction positive à l'APS, qui se colore violemment en rouge après cette réaction (phot. 52, pl. XLII) et qui s'écoule dans la lumière de la glande.

Chez les femelles qui viennent de s'accoupler, des amas de spermatozoïdes sont présents dans les segments vaginaux des canaux de Müller, dans la lumière et dans les replis formés par l'épithélium (phot. 58 et 59, pl. XLV); dans l'urodæum, l'épithélium est érodé à la surface des crêtes sur lesquelles s'ouvrent les uretères, et, également, sur les papilles génitales, au niveau de l'ouverture des vagins dans la poche génitale; il est probable que cette érosion est provoquée par la pénétration du pénis.

Dès le début de la gestation, l'épaississement de l'épithélium urodæal, survenu à la période de l'accouplement, régresse; ainsi, chez une femelle possédant, dans les utérus, des œufs dont les embryons pèsent moins de 20 mg, l'épithélium urodæal, encore pluristratifié, ne mesure plus que 40 μ de hauteur. Au milieu de la gestation, l'épithélium urodæal est encore stratifié, peu épais (il ne mesure qu'une trentaine de μ d'épaisseur) et il possède une assise superficielle de cellules cubiques basses, contenant un peu de mucus. En fin de gestation, l'épithélium urodæal est du type pseudostratifié assez bas (30 à 40 μ d'épaisseur), avec une rangée superficielle de petites cellules muqueuses.

Le cloaque des Orvets de sexe mâle

La structure du cloaque des Orvets mâles a été étudiée chez de jeunes animaux sacrifiés dans le courant de leur première et de leur deuxième année de vie postnatale et chez quelques adultes.

La configuration générale du cloaque des jeunes Orvets est voisine de celle du cloaque des femelles du même âge; le coprodæum communique avec l'urodæum par un conduit de jonction étroit qu'entoure, habituellement, un repli annulaire formant un cul-de-sac du coprodæum (phot. 61, pl. XLVI). L'urodæum présente une expansion dorsale qui déjà, chez les jeunes mâles pesant aux environs de 1 g, a formé une « poche génitale », dorsale. Canaux de Wolff et uretères descendent le long de la paroi dorsale de cette poche, les uretères étant situés du côté dorsal des canaux de Wolff et légèrement décalés, par rapport à eux, du côté médian; dans sa partie terminale, le canal de Wolff devient brusquement très étroit et il s'ouvre, en même temps que l'uretère principal, correspondant, dans une sorte de fissure qui donne dans l'urodæum; chaque canal de Wolff, avec les uretères correspondants (un uretère postérieur rejoint l'uretère principal), est situé, pendant son trajet terminal, dans une petite saillie (en forme de crête atteignant 400 à 500 μ de longueur) de la paroi dorsale de l'urodæum; comme chez la femelle, ces deux crêtes sont séparées par un sillon et se prolongent, au-dessous des points d'ouverture des conduits urinaire et génital, par un sillon longitudinal.

La chambre urodæale a la forme d'un conduit resserré latéralement; elle conduit dans le proctodæum, dans lequel débouchent de nombreuses glandes.

Nous avons calculé, d'après les coupes sériées, la longueur (hauteur) de la poche génitale dorsale de l'urodæum, chez quelques jeunes Orvets mâles :

Chez un mâle de 1,3 g mesurant 67 mm de l'extrémité du museau au cloaque, sacrifié au mois de juillet 1959 (Orv. 191), l'expansion dorsale de l'urodæum possède deux petits prolongements, crâniaux, saillants; chacune de ces saillies atteint 220 μ de hauteur, et elles sont réunies à leur base. Chez un autre mâle, pesant 1,43 g, mesurant 69,5 mm de l'extrémité du museau, au cloaque, sacrifié au mois de mai 1959, il existe une véritable poche dorsale, mesurant 340 μ de hauteur et possédant deux petites saillies crâniales (de 100 à 130 μ de hauteur chacune). Chez un mâle pesant 4,3 g (Orv. 501) sacrifié le 24 mai 1963, l'urodæum possède

Source : MNHN, Paris

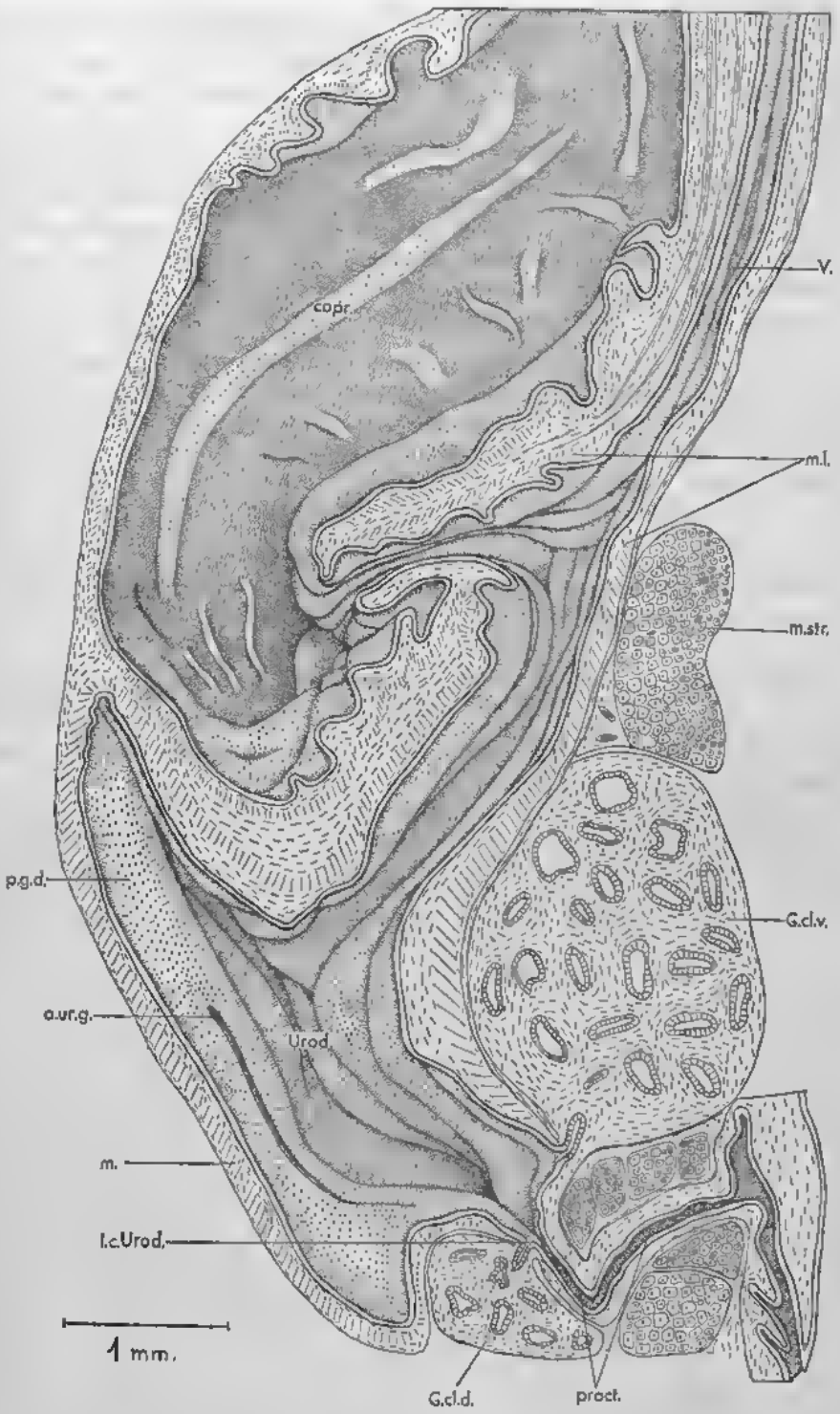


FIG. 39

Dessin, exécuté à l'aide de la chambre claire, d'une coupe médio-sagittale du cloaque, d'un Orvet mâle adulte, pesant 24 g, et mesurant 20,2 cm de l'extrémité du museau au cloaque (Orv. 734). Mise à part l'absence des oviductes, la structure du cloaque est tout-à-fait comparable à celle de l'Orvet femelle adulte; l'urodaeum présente, en particulier, une poche génitale dorsale (p. g. d.) bien développée. (abréviations comme pour les figures précédentes). (Gr. = 21,8.)

Source : MNHN, Paris

une poche génitale bien conformée, atteignant 570 μ de hauteur totale; la partie crâniale de cette poche présente deux saillies coniques, d'une centaine de μ de hauteur; sur le bord ventral de cette poche, à sa base, existent les vestiges des extrémités caudales des canaux de Müller; la configuration de l'urodæum de ce mâle est, ainsi, tout à fait semblable à celle de l'urodæum des femelles.

Le cloaque des Orveta mâles adultes, est représenté sur la figure 39 du texte, qui reproduit le dessin d'une coupe sagittale médiane du cloaque d'un mâle adulte, pesant 24 g et mesurant 20,2 cm de l'extrémité du museau au cloaque; il suffit de comparer cette figure à la figure 34 du texte, reproduisant une coupe sagittale médiane du cloaque d'une femelle adulte, pour constater que la configuration générale du cloaque est très semblable dans les deux sexes : le coprodæum communique avec l'urodæum, par un passage étroit, dont les parois épithéliales sont fortement plissées; ce passage conduit dans la partie cranio-ventrale de l'urodæum, près de l'ouverture du col vésical, dans cette même partie. La paroi dorsale de l'urodæum forme une expansion dorsale, homologue à la poche génitale de la femelle; chez le mâle dont le cloaque est représenté sur la figure 39, la longueur de cette poche, mesurée le long de sa paroi dorsale, atteint 1,8 mm; elle est donc un peu plus petite que la poche des femelles en activité sexuelle; elle est bilobée à sa partie crâniale. Comme chez les jeunes mâles, canaux de Wolff et uretères descendent sur le bord dorsal de la poche génitale, puis le long de la paroi dorsale, de l'urodæum; devant eux (du côté interne) cette paroi est soulevée en deux « crêtes urogénitales », longitudinales, plus ou moins accusées, symétriquement disposées par rapport au plan sagittal médian; l'uretère postérieur se réunit à l'uretère principal et le conduit commun et le canal de Wolff correspondant s'ouvrent par une fissure, dans un sillon de la paroi dorsale de l'urodæum; ce sillon prolonge caudalement la crête urogénitale et s'étend en s'atténuant, jusqu'à la partie postérieure de l'urodæum; cette disposition est comparable à celle qui existe chez les femelles.

Ajoutons que, à la fois sur les coupes histologiques sagittales et sur les simples sections sagittales du cloaque, nous avons retrouvé des matières fécales, dans la chambre urodæale. Le proctodæum est étroit et recourbé en S; sa forme apparaît sur la section sagittale reproduite sur la figure 39 du texte.

L'étude histologique montre que, comme chez les femelles, chaque partie du cloaque du mâle possède un épithélium d'un type caractéristique. Dans le coprodæum, l'épithélium est assez élevé (30 à 35 μ), formé de deux à quatre assises de cellules en disposition pseudo ou pluristratifiée, avec de très nombreuses et grandes cellules caliciformes (il y a environ une cellule caliciforme, pour deux à quatre cellules à plateau absorbant); les cellules caliciformes ont un pied effilé, un corps renflé et une partie apicale rétrécie, qui s'ouvre dans la lumière du coprodæum; la partie renflée et la partie supérieure sont remplies de sphérules de mucigène qui se colore en rouge vif avec le muci-carmin, ou après réaction à l'APS. Ce type intestinal d'épithélium s'arrête au niveau du bord interne du passage coprodæum-urodæum.

L'urodæum est tapissé par un épithélium pseudostratifié, de 30 à 40 μ de hauteur; il est un peu plus élevé sur les parois crâniale et ventrale et dans la poche génitale, que sur la paroi dorsale; le cytoplasme des cellules, après coloration à l'hémalun-éosine, est clair dans les replis de l'épithélium, un peu plus foncé ailleurs; après réaction à l'APS, la partie apicale de toutes les cellules se teinte en rouge foncé; le cytoplasme de cette partie apicale contient de très nombreuses granulations, d'un matériel donnant une réaction positive à l'APS, le restant de la cellule n'est pas coloré; après le bleu alcian, cette partie supérieure des cellules, se teinte en bleu; cette coloration est moins intense que la coloration rouge que donne la réaction à l'APS. Ces cellules appartiennent donc au type mucocyte et produisent une sécrétion contenant des mucopolysaccharides légèrement acides. Ce type d'épithélium muqueux tapisse tout l'urodæum; sa délimitation est très nette : on le trouve, d'abord, à l'intérieur du passage copro-urodæum, puis dans la partie basale de l'allantoïde et dans tout le restant de la chambre urodæale, y compris la poche génitale. Dans la partie caudale de la cavité urodæale, ce type d'épithélium s'arrête exactement au niveau du point de débouchement des canaux excréteurs des deux gros amas — ventral et dorsal — des glandes cloacales; là, commence le proctodæum; celui-ci est tapissé par un épithélium mince, de type malpighien, pavimenteux, non kératinisé (mais quelques strates superficielles se détachent); la réaction à l'APS est négative, dans l'épithélium proctodæal.

La partie postérieure des canaux déférents et des uretères est tapissée par un épithélium de type urodæal; un peu plus crânialement, cet épithélium fait place à un épithélium différent :

Source : MNHN, Paris

dans l'uretère, il devient semblable à celui du segment sexuel du rein (canaux collecteurs) et après le muci-carmin, il ne se teinte pas en rouge comme celui de l'urodæum, mais en jaune assez foncé (la partie apicale des cellules contient de très nombreuses granulations ainsi colorées); dans le canal déférent, l'épithélium devient uni ou bistratifié et la partie apicale des cellules est également teintée en jaune foncé après coloration au muci-carmin, jaune de métanile. Ces affinités tinctoriales sont en faveur de l'idée, à laquelle conduit l'étude microscopique des stades embryonnaires et fœtaux, que la garniture épithéliale du segment caudal du canal déférent et des uretères (uretère principal et uretère postérieur) provient de l'urodæum.

IV. DISCUSSION

L'étude embryologique, l'étude anatomique, histologique et histochimique du cloaque de l'Orvet, que nous venons d'effectuer, nous ont montré comment s'édifiait toute la région cloacale et quelles étaient les caractéristiques de ses différentes parties. Cette étude, en apportant des précisions sur la structure de cette région, soulève aussi de nombreux problèmes, que nous allons, maintenant, examiner.

A. — L'ORIGINE EMBRYONNAIRE DES DIFFÉRENTES CHAMBRES DU CLOAQUE ET DES ÉBAUCHES PHALLIQUES

En ce qui concerne l'origine et le mode de formation des différentes chambres du cloaque, nous sommes arrivés aux conclusions suivantes :

a. Chez les plus jeunes embryons que nous possédons (embryons de 3 à 4 mm de longueur) l'ébauche du cloaque est représentée (phot. 1 et 2, pl. I et II) par une simple cavité, fermée du côté caudal, que nous avons désignée par le terme (déjà employé par MATHIAS-DUVAL) de « cul-de-sac intestinal postérieur »; dans cette cavité s'ouvre le petit bourgeon qui représente l'ébauche de l'allantoïde; du côté crânial, la cavité se continue en l'intestin primitif. Au cours du développement ultérieur, ce cul-de-sac intestinal postérieur subit un modelage progressif : il s'étire vers le bas, pour former l'intestin caudal, puis celui-ci dégénère (embryons de 5 mm de longueur) et la future chambre cloacale acquiert, ainsi, une limite postérieure qui passe un peu en arrière de la base ventrale de l'allantoïde; à ce stade, les canaux de Wolff viennent s'ouvrir sur les parois latéro-dorsales de cette cavité qui devient, ainsi, une véritable chambre cloacale. A partir de ce stade, des différenciations progressives vont apparaître : déjà, chez les embryons de 30 à 60 mg, l'épithélium de l'intestin diffère de celui de la chambre cloacale; les cellules de celle-ci sont très riches en matériel donnant une réaction positive à l'APS et la teneur en ce matériel décroît dans les cellules, au fur et à mesure que l'on remonte en direction crâniale; à l'urodæum, fait d'abord suite un segment plus étroit, dont les cellules contiennent encore beaucoup de matériel donnant une réaction positive à l'APS; celui-ci devient plus rare, plus haut, dans l'intestin proprement dit. Aux stades de 120 à 130 mg, un rétrécissement formant un col, s'individualise dans la région où l'intestin postérieur s'ouvre dans la chambre cloacale et celle-ci est, ainsi, complètement délimitée : elle peut être définie comme étant la cavité formée à partir du cul-de-sac intestinal postérieur et dans laquelle s'ouvrent l'allantoïde, l'intestin postérieur (au niveau du « col »), les canaux de Wolff, avec les uretères; les canaux de Müller viennent, au stade de 130 mg, buter contre sa paroi dorso-crâniale; cette chambre cloacale se compliquera par la formation d'une expansion dorsale qui se transformera, après la naissance, en poche génitale. Crânialement par rapport à l'urodæum, les différenciations régionales, apparues chez les jeunes embryons, s'accusent (voir p. 34) et le coprodæum, partie terminale du gros intestin, commence à se différencier; ultérieurement (embryons de 300 à 400 mg) le passage étroit (isthme) faisant communiquer le coprodæum avec l'urodæum, s'entourera d'une musculature lisse et deviendra, ainsi, un sphincter (phot. 45 et 46, pl. XXXVII et XXXVIII).

b. L'étude embryologique montre que le proctodæum est une formation aurajoutée, sur le côté postérieur de l'urodæum; pendant une partie du développement, les cavités de

Source : MNHN, Paris

ces deux chambres sont séparées par la membrane urodæale; c'est aur le pourtour de la membrane cloacale que se soulèvent les hourrelets mésodermiques recouverts par l'épiblaste [qui formeront la lèvre crâniale (d'origine paire), la lèvre caudale (également d'origine paire) du cloaque, et les phallns] qui délimitent le proctodæum; celui-ci est tapissé par l'épihlaste qui s'applique contre la paroi caudale de l'urodæum, au niveau de la membrane cloacale; il est donc aisé, à ces stades, de tracer les limites de l'urodæum et du proctodæum; plus tard, lorsque la membrane cloacale se désagrège, l'épithélium urodæal, de caractère muqueux, vient au contact de l'épithélium proctodæal, de type malpighien; histologiquement, la frontière entre les deux types épithéliaux peut être aisément tracée, sauf aux époques où l'épithélium urodæal, épaissi et devenu pluristratifié, desqusme ses couches cellulaires superficielles; dans ces cas, un autre critère de délimitation peut être utilisé : la position des points d'ouverture des canaux excréteurs, des glandes cloacales; l'étude embryologique nons a montré, en effet, que ces glandes prenaient naissance, chez l'embryon de 160 mg, à partir de l'épithélium épiblastique du proctodæum, exactement sur les bords de l'ouverture urodæale qui s'est constituée au moment de la résorption de la membrane cloacale.

Si nous avons pu établir, d'une manière asses précise, comment se modèlent et se juxtaposent, au cours du développement, les différentes chambres cloacales, beaucoup d'incertitudes persistent quant aux mécanismes qui régissent la différenciation de l'épithélium, dans les différentes régions du cloaque; deux interprétations principales peuvent être envisagées :

α. Urodæum et coprodæum naîtraient d'une ébauche commune, la partie terminale de l'intestin primitif; ces deux chambres seraient, alors, entièrement d'origine endodermique et des différenciations progressives seraient responsables des différences que présente l'épithélium qui les tapisse; à titre d'hypothèse on peut envisager que le mésenchyme sons-jacent à ces différents épithéliums ait déterminé leur type histologique; selon cette conception, l'urodæum représenterait la partie terminale de l'intestin primitif, différenciée en vue d'une fonction particulière.

β. L'urodæum naîtrait à partir d'un matériel cellulaire différent de celui qui va former le coprodæum; nous avons désigné, chez l'embryon de 3 mm de longueur, par le terme de « cul-de-sac intestinal postérieur », la cavité qui s'ouvre antérieurement, par la porte intestinale postérieure et qui, caudalement, communique avec le tube médullaire, par le canal neurentérique; nous ignorons quelle est exactement l'origine des cellules qui forment les parois épithéliales de cette chambre; nous avons montré que dans sa paroi caudale et jusqu'à la base de l'allantoïde, pénétraient des cellules de la ligne primitive; il semble, toutefois, qu'au moins une grande partie de ces cellules soit éliminée au moment où s'effectue la dégénérescence de l'intestin caudal et quand l'urodæum acquiert une limite caudale, passent un peu en arrière de la base, ventrale, de l'allantoïde. Les photographies 1 à 3, de ce travail, les schémas d'Hoffmann C.K. (1890) relatifs à la formation de la partie caudale du corps de l'embryon des Reptiles, montrent que le canal neurentérique s'ouvre dans le cul-de-sac intestinal postérieur; et nous ignorons si, au moment de l'invagination blastoporale, des cellules épiblastiques n'ont pas migré en profondeur et n'ont pas pris part à la constitution d'une partie des parois de cette future chambre cloacale [Zuckerman S. (1940) a envisagé cette possibilité pour le cloaque des Mammifères]; rappelons d'autre part, que l'allantoïde naît à proximité du canal neurentérique et que des origines très diverses ont été assignées au bourgeon allantoïdien des Reptiles : ligne primitive (Strahl H., 1881-1882; Corning H.K., 1895; Brouha, 1903); canal blastoporal (Kupffer C., 1882); endoderme intestinal (Hoffmann C.K., 1886-1895); selon cette conception, il serait possible que des matériaux cellulaires différents du matériel formateur de l'intestin, soient présents dans les parois du cul-de-sac intestinal et soient responsables des différenciations régionales qui se réalisent dans la suite du développement; et en particulier, que la structure de l'épithélium urodæal et ses capacités de prolifération, sous l'effet des hormones œstrogènes, soient liées à une origine embryonnaire particulière et peut-être à la présence de cellules épiblastiques, ou de matériel de la ligne primitive.

Ces deux interprétations ne constituent que des hypothèses de travail; elles doivent donner lieu à des recherches d'embryologie expérimentale, pour étudier le déterminisme des différenciations régionales des épithéliums et à des recherches d'embryologie descriptive, portant sur les stades de l'invagination blastoporale et de la formation du canal blastoporal, pour déterminer quels sont, exactement, les éléments cellulaires qui entrent dans la constitution du cul-de-sac intestinal postérieur.

Ce n'est qu'en réunissant les données apportées par l'ensemble de ces recherches, que

Source : MNHN, Paris

pourra être établie l'origine embryonnaire précise de l'urodæum et expliqué ses réactions à divers agents, en particulier aux hormones sexuelles.

Pour les raisons qui viennent d'être citées, il est difficile d'établir des homologies précises entre les différentes parties de la chambre cloacale des Reptiles et celles du cloaque des représentants des autres classes des Vertébrés. Le cloaque des Reptiles se relie certainement à celui des Sélaciens et des Dipneustes; depuis les Monotrèmes, le cloaque de tous les Mammifères va se cloisonner en un sinus urogénital ventral et un rectum dorsal; par ses caractères histochimiques chez l'embryon [présence d'un abondant matériel donnant une réaction positive à l'APS, de nature non glycogénique, et de glycogène, dans les cellules épithéliales (Raynaud A., 1962, Raynaud J. et Raynaud A., 1963)], ses réactions aux œstrogènes chez l'adulte, l'urodæum des Reptiles correspond au sinus urogénital des Mammifères. Comme l'ont souligné Gabe M. et Saint-Girons H. (1965, p. 256-257), le coprodæum des Reptiles et le passage, entouré de muscles lisses à disposition circulaire, qui conduit du coprodæum à l'urodæum, correspondent au rectum des Mammifères, avec son sphincter anal; mais nous ignorons si, au moment du cloisonnement du cloaque des Mammifères, le matériel destiné à former le rectum, a été déplacé caudalement ou si la différenciation du rectum, en position mammalienne, s'est effectuée à des stades ultérieurs ou encore si, dès l'origine, la constitution de la partie dorsale de l'ébauche du cloaque n'était pas différente, chez les Reptiles et les Mammifères.

c. L'origine des organes copulateurs soulève d'autres problèmes. Fleischmann et ses collaborateurs (1902) ont, laborieusement, cherché à établir des homologies entre les ébauches phalliques des divers ordres de Reptiles en faisant dériver l'ébauche phallique, de la lèvre crâniale du cloaque. L'étude embryologique a montré à l'un de nous (Raynaud A., 1963 *a* et 1963 *b*) que les ébauches phalliques se formaient à partir de deux amas de cellules mésodermiques se constituant, chacun, de part et d'autre de la chambre urodæale, à partir d'une prolifération du mésoderme somatopleural; chaque amas est recouvert par l'épiblaste et il fait saillie, de part et d'autre de la membrane cloacale, sous forme d'une petite protubérance *; il a été suggéré (Raynaud A., 1963 *a*) que chez les Reptiles cyclotrèmes et chez les Vertébrés supérieurs, ces deux amas mésodermiques pouvaient se réunir en avant de la membrane cloacale, sur la face ventrale antérieure du cloaque, en un amas impair médian qui se développerait en un pénis unique; le passage des deux hémi-pénis des Reptiles au pénis unique peut être ainsi expliqué, sur une base embryologique différente de celle proposée par Fleischmann A. et Unterhössel P. (1902). Dufaure J.-P. a, récemment (1967) repris notre hypothèse. Toutefois, on doit encore envisager l'hypothèse selon laquelle le pénis unique des Reptiles cyclotrèmes et des Vertébrés supérieurs, représenterait un organe composite, ébauché à la fois, à partir d'une saillie médiane se formant juste en avant (crânialement) de la chambre urodæale et des territoires situés de part et d'autre de la membrane cloacale. Enfin, il est intéressant de rappeler que, contrairement à ce qui se passe dans le genre *Lacerta*, les ébauches phalliques de l'Orvet sont peu sensibles aux hormones œstrogènes, ce qui doit représenter un type primitif (Raynaud A. et Raynaud J., 1965); Dufaure J.-P. (1967) a étendu cette conception à d'autres espèces de Reptiles.

B. — LES CONSTITUANTS ÉPITHÉLIAUX DES DIFFÉRENTES CHAMBRES DU CLOAQUE

Le coprodæum possède un épithélium pseudostratifié, de type rectal : de grandes cellules caliciformes, chargées de grains de mucigène, alternent avec des cellules cylindriques, absorbantes; ce type d'épithélium se retrouve, chez tous les individus, jusqu'au bord interne (côté coprodæal) du passage qui fait communiquer le coprodæum avec l'urodæum; mais, parfois, dans les plis longitudinaux des parois de ce passage, on observe des cellules caliciformes jusqu'au voisinage de l'ouverture du passage, vers l'urodæum.

L'urodæum est bordé, chez les Orvets mâles et les femelles impubères, par un épithélium pseudostratifié, constitué par de grandes cellules muqueuses disposées en une assise régulière;

* Sur ses bords, chacun de ces amas se rattache à la moitié correspondante de l'ébauche (paire) de la lèvre crâniale du cloaque (il est séparé d'elle, par un léger sillon).

Source : MNHN, Paris

après coloration à l'hémalun-éosine, le cytoplasme supra-nucléaire de ces cellules présente un aspect clair ou bien est teinté uniformément en brun foncé; mais après la réaction à l'APS, le mucus contenu dans cette partie des cellules, se teinte en rouge légèrement violacé; il est coloré en rouge légèrement orangé par le muci-carmin; quand on regarde, au faible grossissement, une section ainsi traitée, le contour de toute la chambre urodæale est marqué par une ligne uniformément colorée, assez épaisse et assez régulière; ce type d'épithélium muqueux est présent dans la poche génitale dorsale; il s'arrête dans la partie basale du pédicule de la vessie (plus crânialement, des cellules muqueuses alternent avec des cellules non glandulaires, dont au moins un certain nombre portent des cils). Ce type d'épithélium, avec ces grands mucocytes, s'arrête brutalement, au fond de l'urodæum à hauteur des points d'ouverture des canaux excréteurs des paquets dorsaux et ventraux des glandes cloacales; ces points marquent la limite caudale de l'urodæum. Ce dernier possède donc un revêtement épithélial uniforme en ses différentes régions. Ajoutons que la secrétion des cellules urodæales se colore aussi par le bleu alcian, ce qui indique que ces mucocytes contiennent des mucopolysaccharides légèrement acides.

D'autre part, comme la paroi du vagin des Rongeurs, la paroi épithéliale de l'urodæum présente des modifications relevant d'un déterminisme hormonal : au moment de l'œstrus, les assises basales prolifèrent, l'épithélium devient pluristratifié, très épais, mais encore surmonté par une assise superficielle de cellules mucifiées; celle-ci peut être éliminée avec des lambeaux épais de l'épithélium superficiel qui sont rejetés dans la lumière urodæale.

L'épithélium qui borde la partie postérieure des canaux de Wolff et des uretères est semblable à celui de l'urodæum; l'étude embryologique suggère, effectivement, que c'est l'épithélium de l'urodæum qui est présent dans la partie postérieure de ces conduits; cette interprétation s'accorde avec le fait que l'épithélium de la partie postérieure des uretères et des canaux de Wolff prolifère et s'épaissit au moment de l'œstrus, comme le fait l'épithélium urodæal (RAYNAUD A. et RAYNAUD J., 1963); par contre, l'épithélium des extrémités caudales (segment vaginal) des oviductes est toujours différent de celui de l'urodæum; il forme de nombreux replis autour de la lumière, il est constitué par une assise de petites cellules muqueuses, alternant, assez régulièrement, avec des cellules ciliées; nous n'avons pas observé d'épaississement, de pluristratification de cet épithélium mullérien, même au moment de l'œstrus.

Le *proctodaeum* est bordé par un épithélium malpighien, stratifié, non kératinisé ou légèrement kératinisé et dépourvu de cellules muqueuses; cet épithélium est assez épais, chez la femelle adulte et lorsqu'il n'est pas kératinisé, quelques strates superficielles aplaties sont, cependant, éliminées dans la lumière. L'embryologie a permis de fixer l'emplacement de la limite entre la partie caudale de l'urodæum et le début du proctodæum : cette limite se situe à hauteur des points d'ouverture des glandes cloacales qui se sont formées chez le fœtus, à partir de l'épiblaste entourant la membrane cloacale; en raison des nombreux plis que forme l'épithélium, on voit, sur les coupes transversales, ces glandes s'ouvrir, parfois, de part et d'autre d'un segment d'épithélium muqueux, urodæal; si l'interprétation des sections transversales est souvent difficile, l'examen des sections sagittales indique que l'épithélium proctodæal ne possède pas de cellules muqueuses et qu'il est sur toute son étendue, bien distinct de l'épithélium urodæal. Le proctodæum apparaît donc, comme une formation homogène, bordé par un épithélium entièrement d'origine épiblastique.

C. — LES DIFFÉRENCES SEXUELLES, DANS LA STRUCTURE DU CLOAQUE

Chez l'Orvet, l'étude anatomique et l'étude histologique nous ont montré que la structure fondamentale du cloaque est la même dans les deux sexes (comparer les figures 34 et 39 du texte); cependant, chez la femelle adulte, la poche génitale est plus volumineuse et l'urodæum s'hypertrophie au moment de l'œstrus. Mais, les rapports avec le coprodæum d'une part, le proctodæum de l'autre, la position des ouvertures des uretères et les conduits génitaux sont les mêmes, chez le mâle et ches la femelle; chez la femelle, les oviductes viennent s'ouvrir à la base de la paroi ventrale de la poche génitale; on retrouve les vestiges des extrémités caudales des canaux de Müller au même emplacement, ches de jeunes Orvets de sexe mâle; et les canaux de Wolff et les uretères s'ouvrent dans un même diverticule de la paroi

Source : MNHN, Paris

dorsale de l'urodæum, sur une saillie oblongue de la paroi et à même hauteur, dans les deux sexes. Il est intéressant de rapprocher cette similitude de structure entre l'urodæum des mâles et l'urodæum des femelles, du fait que les ébauches phalliques de l'Orvet se développent d'une manière semblable dans les deux sexes, au cours de la vie embryonnaire et fœtale. Il est probable que chez les fœtus, la morphogenèse de l'urodæum et celle des ébauches phalliques se réalisent indépendamment des sécrétions des glandes génitales embryonnaires et aboutissent à la construction d'organes semblables, dans leurs grandes lignes, dans les deux sexes : nous avons montré, en outre, que les ébauches phalliques de l'Orvet étaient peu sensibles chez les fœtus, à l'action des hormones œstrogènes et nous avons considéré ceci comme un caractère primitif (Raynaud A. et Raynaud J., 1965); ces constatations doivent être rapprochées du fait que chez les Rynchocéphales, formes primitives, le cloaque du mâle est très semblable à celui de la femelle et les hémipénis font défaut chez le mâle. Peut-être, le degré de « sexualisation » du cloaque et des organes copulateurs pourrait-il apporter quelques indications dans l'étude de la phylogenèse du groupe des Reptiles, s'il s'avèrait exact que les formes les plus primitives ne présentent, dans leur ensemble, qu'un très faible dimorphisme sexuel, à la fois dans la structure du cloaque et dans la morphogenèse des organes copulateurs; à cet égard, Dufaure J.-P. a déjà apporté (1967) quelques arguments, relatifs au développement fœtal des ébauches phalliques de quelques espèces (entre autres, *Mabuia*); lorsque les études de Wöpke K. (1931), de Regamey J. (1935), sur le cloaque et ses annexes chez *Lacerta agilis*, de Fleck O. (1910), sur le Gecko, de Gabe M. et Saint-Girons H. (1965), chez de nombreuses espèces, pourront être étendues à l'ensemble du groupe des Reptiles et qu'elles préciseront le degré exact de dimorphisme sexuel réalisé, il sera, alors, possible d'établir une hiérarchie dans la sexualisation de ces espèces et d'éprouver la valeur de cette donnée, dans les recherches concernant la phylogenèse de ce groupe.

D. — LA FONCTION DES DIFFÉRENTES CHAMBRES CLOACALES

Nos connaissances sur la physiologie du cloaque de l'Orvet sont encore très réduites; lorsqu'on examine des coupes sagittales telles que celles qui sont reproduites sur les figures 32, 33, 34, 38 et 39 du texte de ce travail, on peut envisager, *a priori*, plusieurs possibilités de mode de fonctionnement des chambres cloacales.

Tout d'abord, l'étude des coupes histologiques et celle de simples sections sagittales du cloaque nous ont toujours montré l'existence de matières fécales dans l'urodæum; il ne s'agit pas, là, de matériaux du coprodæum qui ont été dissous par les fixateurs ou les liquides utilisés par l'inclusion et qui ont « coulé » secondairement dans l'urodæum, mais de débris solides (chitine, fragments de vers ou de limaces) qui devaient être présents, dès l'origine, dans l'urodæum; comme il en existe aussi dans le conduit qui fait communiquer coprodæum et urodæum, on est ainsi amené à envisager que les matières fécales puissent traverser l'urodæum, au moment de la défécation; l'existence des forts replis musculaires lisses (bien visibles sur la figure 33 du texte, par exemple) de part et d'autre du canal de jonction coprodæum-urodæum, suggère qu'au moment du rapprochement des sexes, une obturation de ce canal pourrait être réalisée par ces plis, rendant ainsi à l'urodæum un rôle purement sexuel temporaire; l'orifice de l'uretère est situé entre deux plis longitudinaux de l'urodæum; il est possible qu'en se rapprochant, ces plis déterminent la formation d'une gouttière qui pourrait conduire, pendant l'acte de copulation, l'urine au fond de l'urodæum, ou plus simplement, obturer, temporairement, l'orifice des uretères, pour éviter que l'urine ne se mêlât au sperme; en dehors de la période d'accouplement, l'urine pourrait envahir l'urodæum, le coprodæum, et s'accumuler dans la vessie, bien que celle-ci soit éloignée des orifices des uretères.

Gabe M. et Saint-Girons H. (1965) ont proposé un mécanisme différent, pour la défécation : d'après eux, le sphincter entourant le passage coprodæum-urodæum, serait amené, par l'entrée en jeu des muscles, au ras de la fente cloacale et, ainsi, les matières fécales n'auraient pas à traverser l'urodæum et le proctodæum. La coupe histologique représentée sur la figure 2, planche I, de leur travail, se rapportant à *Aniella pulchra* semble indiquer qu'une partie au moins de l'urodæum, s'est repliée en direction caudale. Nous ignorons si une telle possibilité d'évacuation des matières fécales existe chez l'Orvet; le coprodæum jouit d'une certaine liberté de mouvement par rapport aux tissus voisins, ainsi qu'en témoigne le tissu conjonctif très lâche qui l'entoure; et les replis annulaires en cul-de-sac qu'il forme autour du passage

Source : MNHN, Paris

coprodæum-urodæum permettent de supposer que, par extension en doigt de gant, à travers l'orifice qui conduit dans l'urodæum, l'ouverture coprodæale puisse s'abaisser dans l'urodæum; mais l'urodæum et la vessie (rattachée à la paroi du corps et dans sa partie moyenne à des travées conjonctives qui entourent le rectum et se relient à la paroi des oviductes) ne semblent jouir d'aucune possibilité de déplacement en direction caudale; et, quand on examine le dessin de la figure 33, il paraît difficile d'admettre que l'orifice coprodæal puisse atteindre la fente cloacale externe; de nouvelles recherches s'imposent donc à ce sujet.

V. RÉSUMÉ

Ce travail est consacré à l'étude du développement du cloaque de l'Orvet (*Anguis fragilis L.*); il est basé sur l'examen microscopique, sur coupes sériées, de 210 embryons et fœtus et sur l'étude anatomique et histologique de la région cloacale de nombreux jeunes, impubères et adultes, des deux sexes.

1. L'acquisition du relief externe de la région cloacale est d'abord décrite, chez les embryons et les fœtus : il se forme d'abord un renflement latéral, de chaque côté de la région cloacale, puis les ébauches paires de la lèvre crâniale du cloaque apparaissent chez les embryons pesant de 20 à 25 mg; en même temps, les ébauches phalliques s'individualisent dans la partie médiane des renflements latéraux; au stade de 40 mg se forment, un peu plus caudalement, les ébauches paires de la lèvre caudale du cloaque ; chez les embryons pesant de 70 à 80 mg, le relief de la région cloacale externe est formé : du côté crânial, la lèvre crâniale du cloaque forme un bourrelet impair, disposé transversalement; caudalement, la lèvre caudale du cloaque dessine, également, un bourrelet transversal, légèrement arqué; entre les bords latéraux de ces lèvres, font saillie les ébauches phalliques; ces qnstre formations délimitent le *proctodaeum*, dépression tapissée d'épiblaste, au fond de laquelle se situe la membrane cloacale et, derrière elle, la chambre urodæale. La croissance des ébauchca phalliques et leur différenciation ont été suivies chez les fœtus, jusqu'au terme de la vie utérine; les phallus de l'embryon d'Orvet présentent la particularité de se développer d'une manière à peu près semblable, dans les deux sexes, pendant toute la vie fœtale. Ce fait qui a reçu une explication, sur une base hormonale, constitue vraisemblablement un caractère primitif.

2. L'étude microscopique du développement du cloaque montre que chez de très jeunes embryons (de 3 à 4 mm de longueur), l'ébauche de la future chambre cloacale est représentée par le cul-de-sac intestinal postérieur, dans lequel s'ouvrent, dorso-caudalement, le canal neurentérique et, ventralement, le bourgeon allantoïdien; dans la paroi caudale de cette chambre et jusqu'à la base ventrale de l'allantoïde, pénètrent des cellules de la ligne primitive.

Chez les embryons de 4 à 5 mm de longueur, le cul-de-sac intestinal postérieur s'étire, forme l'intestin caudal; celui-ci dégénère (en même temps que les extrémités caudales des canaux de Wolff qui étaient accolées au bord ventral du cul-de-sac intestinal) au stade de 5 à 6 mm de longueur de l'embryon, et la chambre cloacale (urodæale) acquiert une paroi caudale, qui passe un peu en arrière de la base ventrale de l'allantoïde.

Le modelage progressif de la chambre cloacale a été suivi au cours du développement embryonnaire et fœtal, ainsi que la différenciation de l'épithélium qui la borde; déjà, chez les embryons de 30 à 60 mg, on note des différenciations régionales : tandis que l'épithélium qui tapisse le futur urodæum est très riche en matériel donnant une réaction positive à l'APS, la teneur en ce matériel décroît progressivement en direction crâniale; et au niveau de l'épithélium du tube intestinal, l'épithélium cylindrique élevé, et festonné ne contient plus que de fines granulations donnant une réaction positive à l'APS.

Au atade de 120 à 130 mg, un col se forme dans la région où l'intestin postérieur s'abouche dans la chambre cloacale; il représente l'ébauche du futur passage, étroit, qui fera communiquer le coprodæum avec l'urodæum; désormais, la chambre urodæale est complètement délimitée : c'est la cavité, dérivant du cul-de-sac intestinal postérieur, dans laquelle s'ouvrent l'allantoïde, l'intestin postérieur (au niveau du col), et dorso-caudalement, les canaux de Wolff, avec les uretères: les canaux de Müller viennent, à ce stade, buter contre sa paroi dorso-crâniale.

Au stade de 400 à 500 mg, la configuration de la chambre urodæale se complique : sa

Source : MNHN, Paris

paroi dorsale forme une expansion dorsale; désormais, les canaux de Müller se terminent contre le toit de cette poche, tandis que les uretères et les canaux de Wolff s'ouvrent, toujours, au-dessous de cette expansion, sur la paroi dorsale de l'urodæum.

A la fin de la vie fœtale, les phallus se rétractent, dans les deux sexes, dans deux diverticules ventraux des bords latéraux du proctodæum.

Les glandes cloacales naissent au stade de 160 mg, à partir des bords de l'épithélium épiblastique du proctodæum, qui entourent, à la manière d'un manchon, la partie ventrale de l'urodæum qui fait légèrement saillie dans le proctodæum; ces glandes sont, donc, d'origine ectodermique.

3. Après la naissance, le cloaque va acquérir, progressivement, sa configuration définitive : d'abord, le coprodæum, élargi, ne communique plus avec l'urodæum que par un passage étroit; et d'autre part, il déborde sur les côtés de ce passage en un cul-de-sac annulaire; l'expansion dorsale de l'urodæum se développe en direction crâniale et forme une poche génitale, bilobée à sa partie crâniale; cette poche atteint, chez la femelle adulte, 1 à 2 mm de longueur et 3 à 4 mm de largeur; elle reçoit, à sa base ventrale, les canaux de Müller. Les canaux de Wolff et les uretères s'ouvrent plus bas, dans la paroi dorsale de l'urodæum, de chaque côté, sur une saillie oblongue de cette paroi. De nombreuses reconstructions graphiques sont présentées, permettant de suivre l'évolution de la configuration générale du cloaque, chez les jeunes, les impubères et les adultes. Les modifications histologiques de l'épithélium du cloaque pendant le cycle sexuel sont décrites.

La structure générale du cloaque des Orvets mâles diffère peu de celle du cloaque des femelles; il existe une « poche génitale » formée par la paroi dorsale de l'urodæum, mais cette poche est un peu moins développée que celle des femelles en activité sexuelle. Les uretères et les canaux de Wolff s'abouchent sur la paroi dorsale de l'urodæum, au même niveau que chez les femelles.

4. Les constituants épithéliaux sont caractéristiques pour chaque chambre du cloaque : dans le coprodaeum, on trouve de grandes cellules caliciformes chargées de grains de mucigène, alternant avec des cellules cylindriques, absorbantes; des cellules caliciformes existent, en petit nombre, dans le canal de jonction coprodæum-urodæum. L'épithélium de l'urodæum est dépourvu de cellules caliciformes; il est constitué par de grands mucocytes qui contiennent, dans leur partie apicale, des mucopolysaccharides légèrement acides. Le proctodæum est bordé par un épithélium de type malpighien, stratifié, dépourvu de cellules muqueuses. Les glandes cloacales s'ouvrent à la limite entre l'urodæum et le proctodæum.

5. Les différences sexuelles dans la configuration des différentes chambres cloacales sont faibles. Il est probable que la morphogenèse de l'urodæum et des ébauches phalliques se réalise, au cours de la vie fœtale, sans être notablement influencée par les sécrétions des glandes génitales embryonnaires. Il est possible que le dimorphisme sexuel extrêmement réduit, dans la structure du cloaque et des phallus, représente un caractère primitif.

6. La fonction des différentes chambres cloacales est discutée.

Institut Pasteur (Service d'Embryologie expérimentale, Sannois, Val-d'Oise).

Source : MNHN, Paris

VI. BIBLIOGRAPHIE

BEUCHELT (H.). — Bau, Funktion und Entwicklung der Begattungsorgane der männlichen Ringelnatter (*Natrix natrix L.*) und kreuzotter (*Vipera berus*), *Morph. Jahrb.*, 1936, t. 78, p. 445-516.

BOYDEN (E. A.). — The development of the cloaca in birds, with special reference to the origin of the bursa of Fabricius, the formation of a urodaeal sinus and the regular occurrence of a cloacal fenestra, *Am. J. Anat.*, 1922, t. 30, p. 163-201.

BOYDEN (E. A.). — An experimental study of the development of the avian cloaca; with special reference to a mechanical factor in the growth of the allantois, *J. exp. Zool.*, 1924, t. 40, p. 437-471.

BROUHA. — Sur le mode de creusement de l'allantoïde, chez certains Reptiles, *C. R. Assoc. Anatomistes*, 1903, 5e Session, p. 199-203.

BRAUN (M.). — Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet, *Arbeit. a. dem Zool. -zoot. Inst. in Würzburg*, 1877, 4, 113-229.

CORNING (H. K.). — Über die erste anlage der Allantois bei Reptilien, *Morph. Jahrbuch*, 1895, t. 23, p. 375-390.

CUNNINGHAM (J. T.) et SMART (W.A.M.). — The structure and origin of corpora lutea in some of the lower Vertebrata, *Proc. Roy. Soc. London*, 1935, t. 116, p. 258-281.

DUFAURE (J. P.). — Développement et différenciation sexuelle des organes copulateurs chez les Reptiles Squamates, *C. R. Soc. Biol.*, 1967, t. 160, p. 2303-2306.

FLECK (O.). — Die Entwicklungsgeschichte des Urogenitalsystems beim Gecko (*Platydactylus annul.*) *Anat. Hefte*, 1910, t. 41, p. 433-493.

FLEISCHMANN (A.). — Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten : I. Die Eidechsen und Schlangen, par P. Unterhössel; II. Die Schildkroten und Krokodile, par K. Hellmuth; III. Die Vögel, par C. Pomayer; IV. Die Saugethiere et V. Die Stilistik des Urodäum und Phallus bei den Amnioten, par A. Fleischmann, *Morphologische Jahrbuch*, 1902, t. 30, p. 539-589.

GABE (M.) et SAINT-GIRONS (H.). — Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la région cloacale chez les Lépidosauriens, *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Naturelle*, nouv. série, 1965, t. 33, p. 149-292.

GADOW (H.). — Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota, *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 1887, t. 178, p. 5-37.

GERHARDT (U.). — Kloäke und Begattungsorgane, chap. V, *in* Urogenitalsystem; 2. Teil, Geschlechtsorgane; *Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, par L. Bolk, E. Goppert, E. Kallius, W. Lubosch, Sechter Band, Urban et Schwarzenberg, Berlin, 1933.

GIERSBERG (H.). — Untersuchungen über Physiologie und Histologie des Eileiters der Reptilien und Vögel; nebst einen Beitrag zur Fasergenese, *Zeitschr. f. Wissenchaft. Zoologie*, 1923, t. 120, p. 1-97.

HOFFMANN (C. K.). — Contribution à l'histoire du développement des Reptiles, *Arch. Néerl. Sc. exactes et Naturelles*, 1882, t. 17, p. 168-192.

HOFFMANN (C. K.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, 1884, t. 40.

HOFFMANN (C. K.). — Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, *Morph. Jahrb.*, 1885, t. 11.

HOFFMANN (C. K.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1889, t. 48, p. 260-300.

HOFFMANN (C. K.). — Reptilien III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in *Bronn's Klassen und Ordnungen.* 6. Band, III. Abteilung, p. 1872-1938, Leipzig, 1890.

JACOBI (L.). — Ovoviviparie bei einheimischen Eidechsen, Vergleichende Untersuchungen an den Eiern und am Oviduct von *Lacerta agilis, Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis*, *Zeitschr. f. Wissenchaft. Zoologie*, 1936, t. 148, p. 401-464.

KUPFFER (C.). — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs, *Arch. f. Anat. und Entwicklungsg.*, 1882, p. 1-30.

LEYDIG (F.). — *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier*, Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen, 1872.

LISON (L.). — Les méthodes de reconstruction graphique en technique microscopique, *Actualités scientifiques et industrielles n° 553*, Hermann et Cie, Paris 1937.

MATHIAS-DUVAL. — *Atlas d'embryologie*, G. Masson éditeur, Paris, 1889.

Source : MNHN, Paris

MIHALKOVICS (G. V. VON). — Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten, *Intern. Monats. f. Anat. u. Histol.*, 2, 41-62, 65-106, 284-306, 307-339, 348-385, 387-433, 435-485.

MITSUKURI (K.). — On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak, and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia, together with remarks on the nature of meroblastic ova in Vertebrates, *J. Coll. of. Sci., Imp. Univ. Tokyo*, 1896, t. X, p. 1-118.

OSTROUMOFF (A.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen, *Zool. Anz.*, 1888, t. 11, p. 620-622.

OSTROUMOFF (A.). — Studien zur Phylogenie der aufseren Genitalien bei Wirbelthieren, I. Teil, *Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel*, 1893, t. 11, p. 46-55.

PERENYI (J. VON). — Entwicklung des Amnions, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien, *Zool. Anz.*, 1888, t. 11, p. 138-141.

RAYNAUD (A.). — Les premiers stades de la formation du cortex surrénal chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*), *Bull. Soc. Zool. France*, 1962 *a*, t. 87, p. 98-120.

RAYNAUD (A.). — The histogenesis of urogenital and mammary tissue sensitive to œstrogens; chap. 15, p. 179-230, in *The Ovary*, vol. II, édité par S. Zuckerman, Mandl et Eckstein, Aesdemic Press, 1962 *b*.

RAYNAUD (A.). — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs, *Bull. Soc. Zool. France*, 1963 *a*, t. 88, p. 299-324.

RAYNAUD (A.). — La formation des ébauches phalliques, chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*), *C. R. Acad. Sci.*, 1963 *b*, t. 257, p. 1966-1969.

RAYNAUD (A.). — Le développement et la différenciation, au cours de la vie embryonnaire, des ébauches phalliques de l'Orvet (*Anguis fragilis L.*), *C. R. Acad. Sci.*, 1963 *c*, t. 257, p. 2721-2724.

RAYNAUD (A.). — Sur le phénomène de dégénérescence cellulaire dans les extrémités caudales des canaux de Müller des embryons de Reptiles, *C. R. Acad. Sci.*, 1965, t. 260, p. 5888-5891.

RAYNAUD (J.) et RAYNAUD (A.). — Données histologiques et histochimiques relatives à l'épithélium de la paroi de l'urodaeum de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis L.*), *C. R. Soc. Biol.*, 1963, t. 157, p. 8-13.

RAYNAUD (J.) et RAYNAUD (A.). — Sur les réactions aux hormones sexuelles, des ébauches phalliques de l'embryon des Reptiles, *C. R. Acad. Sci.*, 1965, t. 261, p. 4853-4856.

REGAMEY (J.). — Les caractères sexuels du Lézard (*Lacerta agilis L.*), *Revue Suisse de Zoologie*, 1935, t. 42, p. 87-168.

ROLLINAT (R.). — Observations sur quelques Reptiles du département de l'Indre. Mœurs et reprodnction de l'Orvet fragile, *Mém. Soc. Zool. France*, 1897, t. X, p. 88-99.

ROLLINAT (R.). — *La vie des Reptiles de la France centrale*, librairie Delagrave, Paris, 1934.

SAINT-GIRONS (H.). — Données histophysiologiques sur le cycle annuel des glandes endocrines et de leurs effecteurs chez l'Orvet (*Anguis fragilis L.*), *Arch. Anat. microsc. et morph. exp.*, 1963, t. 52, p. 1-51.

STRAHL (H.). — Über die Entwickelung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse, *Arch. f. Anat. und Entwickl.*, Anat. Abt., 1881, p. 122-160.

STRAHL (H.). — Beiträge zur Entwickelung von *Lacerta agilis*, *Arch. f. Anat. und Entwickl.*, 1882, p. 242-278.

TREADWELL (A. T.). — On the development of the male copulatory organs in snakes, *The Ann. Naturalist*, 1891, t. 25, p. 490-495.

WOPKE (K.). — Die Kloake und die Begattungsorgane der männlichen Zauneidechse (*Lacerta agilis L.*), *Jena Z. Naturwiss.*, 1931, t. 65, p. 275-317.

ZUCKERMAN (S.). — The histogenesis of tissues sensitive to œstrogens, *Biol. Reviews*, 1940, t. 15, p. 231-271

Source : MNHN, Paris

Liste des abréviations utilisées dans les figures du texte et dans les planches photographiques

a. vasc. : aire vasculaire.
all. : allantoïde.
amn. : amnios.

b. c. : bourgeon caudal.
b. ur. : bourgeon de l'uretère.
b. ur. post. : bourgeon de l'uretère postérieur.

c. : cœur.
c. c. amn. : capuchon caudal de l'amnios.
c. j. : canal de jonction coprodaeum-urodaeum.
c. M. : canal de Müller.
c. M. dr. : canal de Müller droit.
c. M. g. : canal de Müller gauche.
c. n. : canal neurentérique.
c. s. int. post. : cul-de-sac intestinal postérieur.
c. W. : canal de Wolff.
c. W. dr. : canal de Wolff droit.
c. W. g. : canal de Wolff gauche.
ch. cl. ou ch. cl. : chambre cloacale.
ch. : chorde dorsale.
ch. W. : chambre wolffienne.
cl. : cloaque.
co. cl. : coroes du cloaque.
coel. : coelome.
copr. : coprodaeum.
cr. ur.-g. : crête uro-génitale.

d_1 et d_2 : diverticules de l'urodaeum.
d. c. e. W. : dilatation caudale du canal de Wolff.
d. s. c. : dépression sous caudale.
di. c. W. : diverticule du canal de Wolff.
di. d. Urod. : diverticule dorsal de l'urodaeum.
di. (ép.-Ur.) : diverticule (épithélium de l'urodaeum).
di. l.-d. cl. : diverticule latéro-dorsal du cloaque.
di. l.-d. ur. : diverticule latéro-dorsal de l'urodaeum.

é. l. c. cl. : ébauche de la lèvre caudale du cloaque.
é. l. cr. cl. : ébauche de la lévre craniale du cloaque.
é. m. ant. : ébauche du membre antérieur
é. m. post. : ébauche du membre postérieur.
é. ph. : ébauche phallique.
é. W. : épithélium wolffien.
empl. Ur. : emplacement de l'urodaeum.
end. : endoderme.
ép. : épiblaste.
ép. c. W. : épithélium du canal de Wolff.
ép. Ur. : épithélium de l'urodaeum.
ex. d. Ur. : expansion dorsale de l'urodaeum.

G. cl. d. : glande cloacale dorsale.
G. cl. v. : glande cloacale ventrale.
gl. cl. ou g. cl. : glandes cloacales.
gl. m. : glandes muqueuses.

I. : isthme.
int. : intestin.
int. c. : intestin caudal.
int. d. : intestin caudal en dégénérescence.
int. post. : intestin postérieur.
int. pr. : intestin primitif.

l. c. cl. : lèvre caudale du cloaque.
l. cr. cl. : lévre craniale du cloaque.
l. c. Urod. : limite caudale de l'urodaeum.
l. m. d. Urod. : limite médio-dorsale de l'urodaeum.
l. pr. : ligne primitive.
l. Ur. : limite de l'urodaeum.

m. : moelle épinière.
m. cl. : membrane cloacale.
m. l. : muscles lisses.
m. str. : muscles striés.
més. : mésoderme (à l'exception de la fig. 6 du texte où més. désigne le mésonéphros).
més. lat. : mésoderme latéral.
mét. : métanéphros.

o. cl. ext. : orifice cloacal externe.
o. ur. : ouverture des uretères dans l'urodaeum.
o. ur. g. : ouverture des uretères gauches dans l'urodaeum.
ov. : oviducte.
o. va. : ouverture du vagin dans l'urodaeum.

p. : passage entre coprodaeum et urodaeum.
p. all. et p. al. : pédicule de l'allantoïde.
p. g. : papille génitale (à l'exception de la photographie 48, pl. XL où p. g. désigne poche génitale).
p. G. : poche génitale.
p. g. d. : poche génitale dorsale.
ph. : phallus.
ph. dr. : phallus droit.
ph. g. : phallus gauche.
pr. c. e. W. : prolongement caudal du canal de Wolff.
proct. : proctodaeum.
prot. l. : protubérance latérale.
prot. l. b. : protubérance latéro-basale.
q. : queue.

r. copr. : repli du coprodaeum.
r. ép. : repli de l'épiblaste.
r. l. : renflement latéral.
r. pr. : rigole proctodaeale.

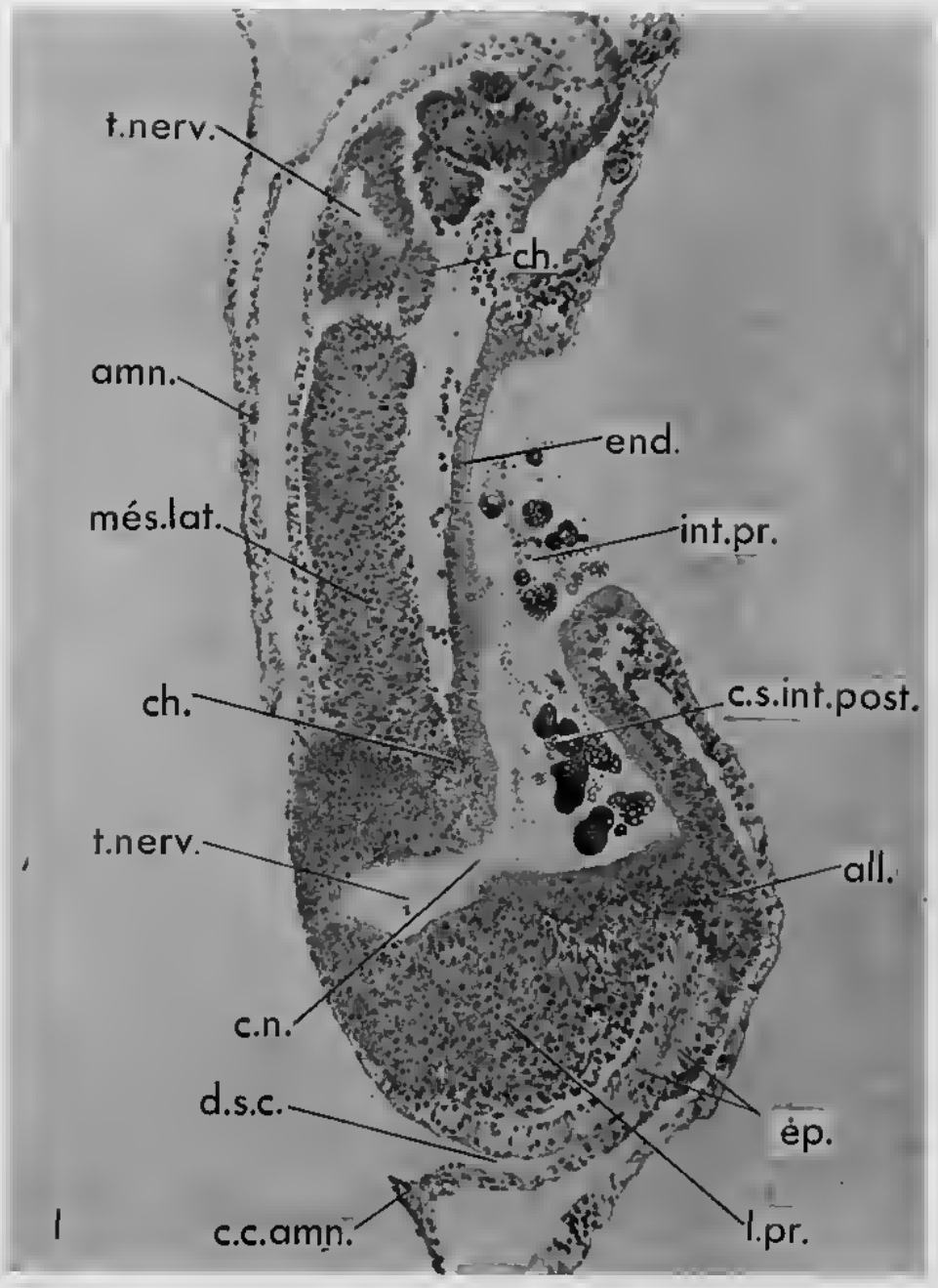
s. : sillon.
som. : somites.
somat. : somatopleure.
splanch. : splanchnopleure.
s. sp. : sillon spermatique.
s. Urod. : section de l'urodaeum.

t. d. : tissus en dégénérescence.
t. l. pr. : tissu de la ligne primitive.
t. nerv. : tube nerveux.
t. ur. : tube urinaire.

ur. : uretère.
ur. dr. : uretère droit.
ur. g. : uretère gauche.
ur. et c. W. : uretère et canal de Wolff.
ur. post. : uretère postérieur
ur. pr. : uretère principal.
Urod. : urodaeum.

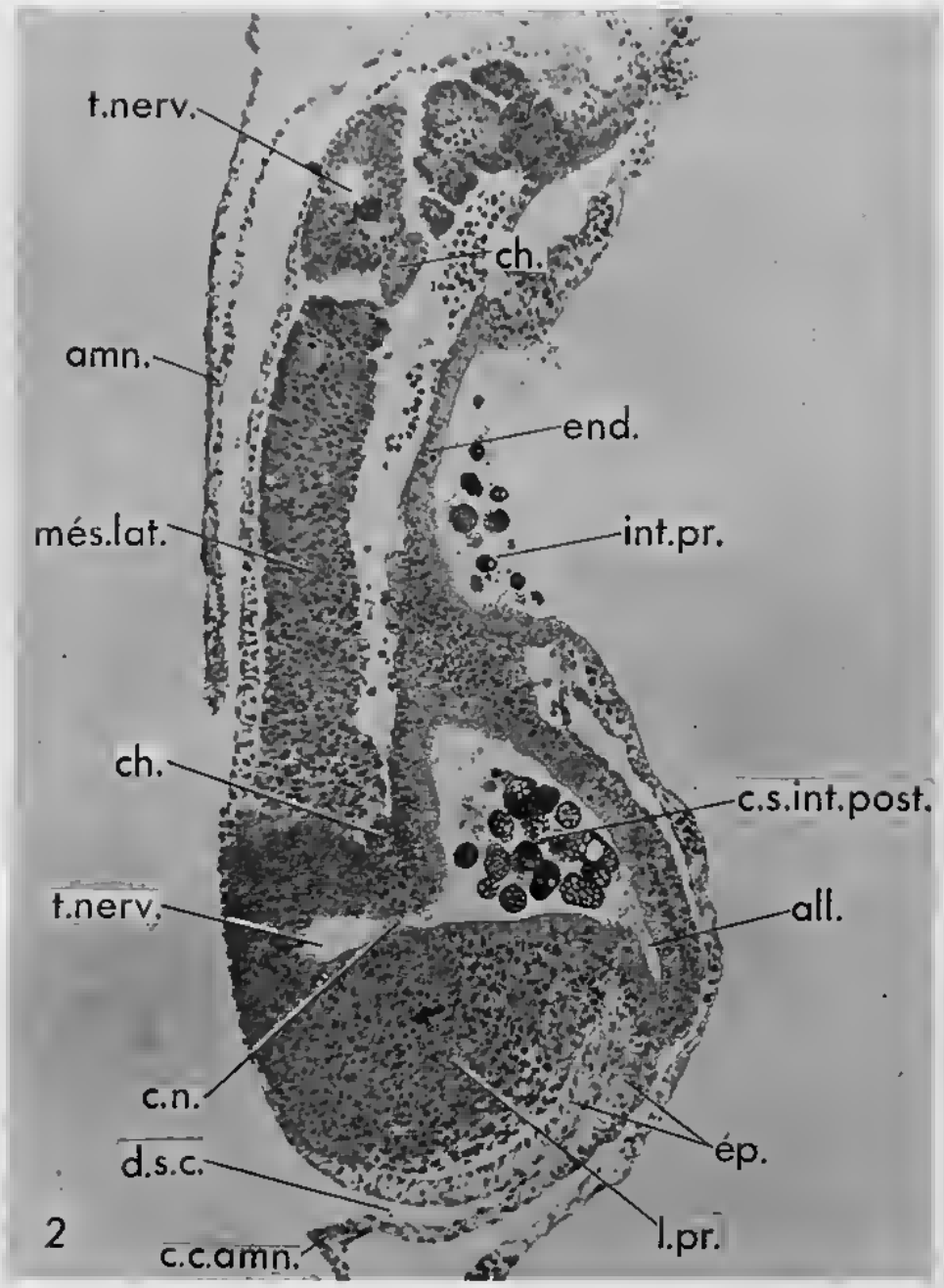
V. : vessie.
Va. : vagin.
Va. dr. : vagin droit.
Va. g. : vagin gauche.

Source : MNHN, Paris



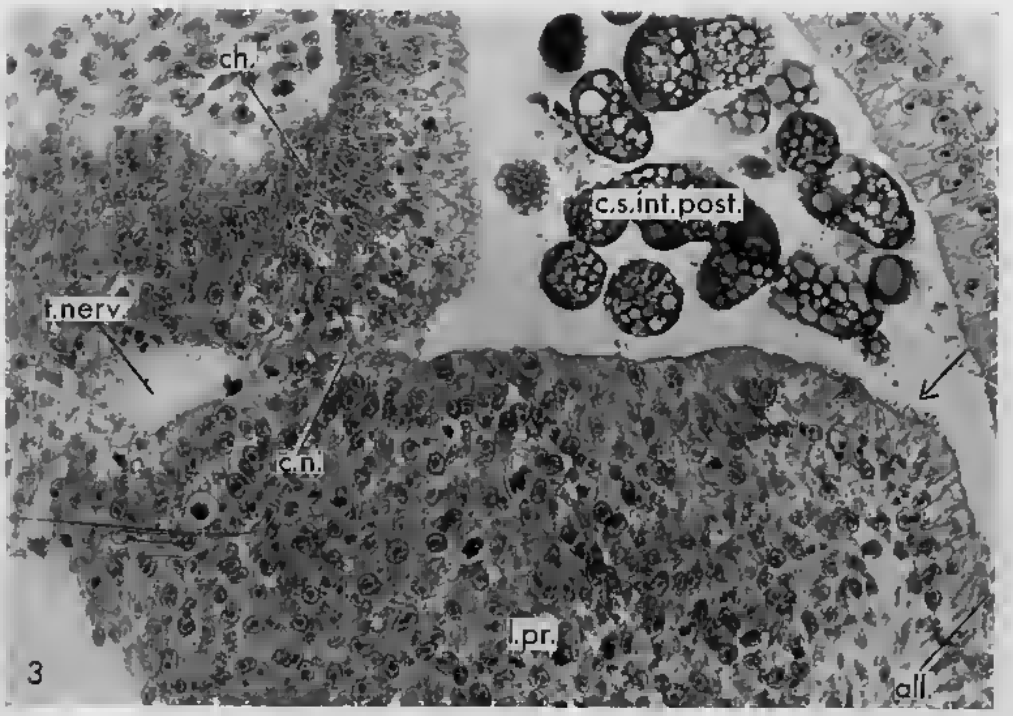
PHOTOGRAPHIE 1. — Section sagittale médiane de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 3,7 mm de longueur (distance courbure cervicale-courbure caudale) [E 6 Orv. 325 A]; le cul-de-sac intestinal postérieur (c. s. int. post.) communique avec le tube nerveux (t. nerv.) par le canal neurentérique (c. n.) et l'ébauche de l'allantoïde (all.) s'ouvre sur le côté ventral du cul-de-sac (amn. : amnios; c. c. amn. : capuchon caudal de l'amnios; ch. : chorde dorsale; d. s. c. : dépression sous-caudale; end. : endoderme; ép. : épiblaste; int. pr. : intestin primitif; l. pr. : ligne primitive; més. lat. : mésoderme latéral). [Gr. = 166.]

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 2. — Section sagittale paramédiane de l'extrémité postérieure du corps de l'embryon d'Orvet dont une section de la région cloacale est représentée sur la Planche I; ici, le bourgeon allantoïdien est bien visible. (amn. : amnios; c. c. amn. : capuchon caudal de l'amnios; ch. : chorde dorsale; d. s. c. : dépression sous-caudale; end. : endoderme; ép. : épiblaste; int. pr. : intestin primitif; l. pr. : ligne primitive; més. lat.: mésoderme latéral.) [Gr. = 166].

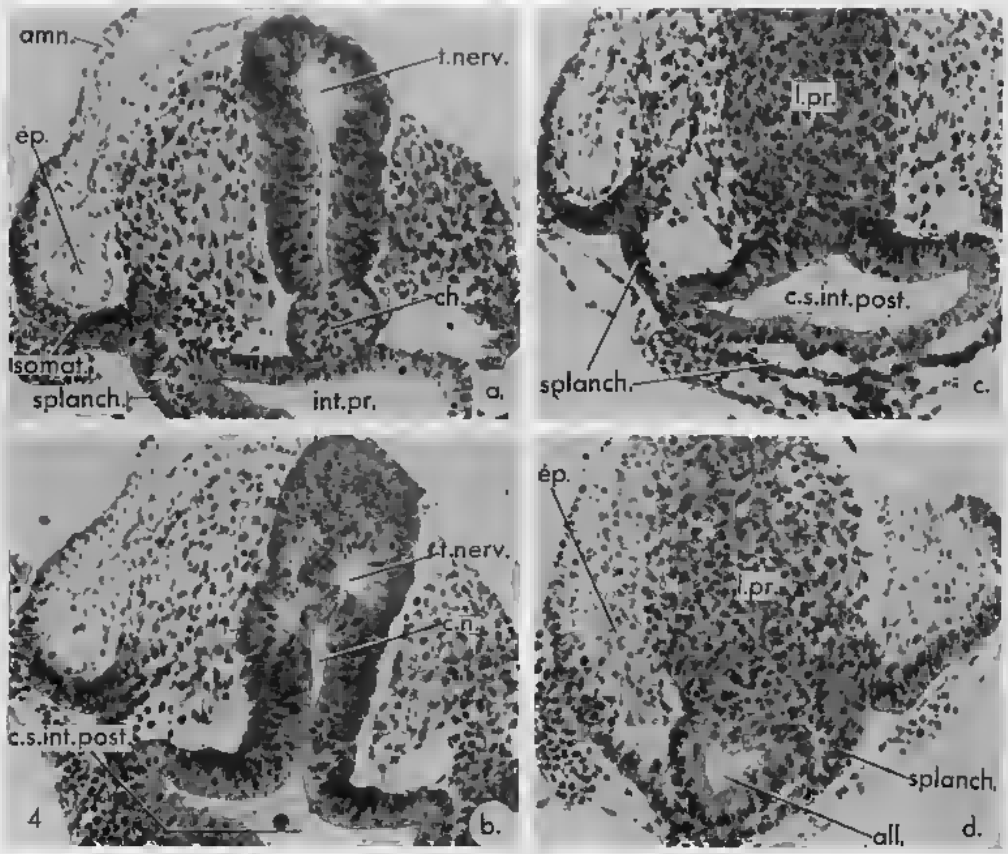
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 3. — Vue, à un plus fort grossissement, du cul-de-sac intestinal postérieur (c. s. int. post.), de l'embryon d'Orvet dont une section est reproduite sur la photographie 2. On voit, ici, que des cellules de la ligne primitive (l. pr.) sont présentes dans la paroi caudale du cul-de-sac et jusqu'à la base du bourgeon allantoïdien (au point marqué par la flèche). [all. : allantoïde; c. n. : canal neurentérique; ch. : chorde dorsale; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 333.)

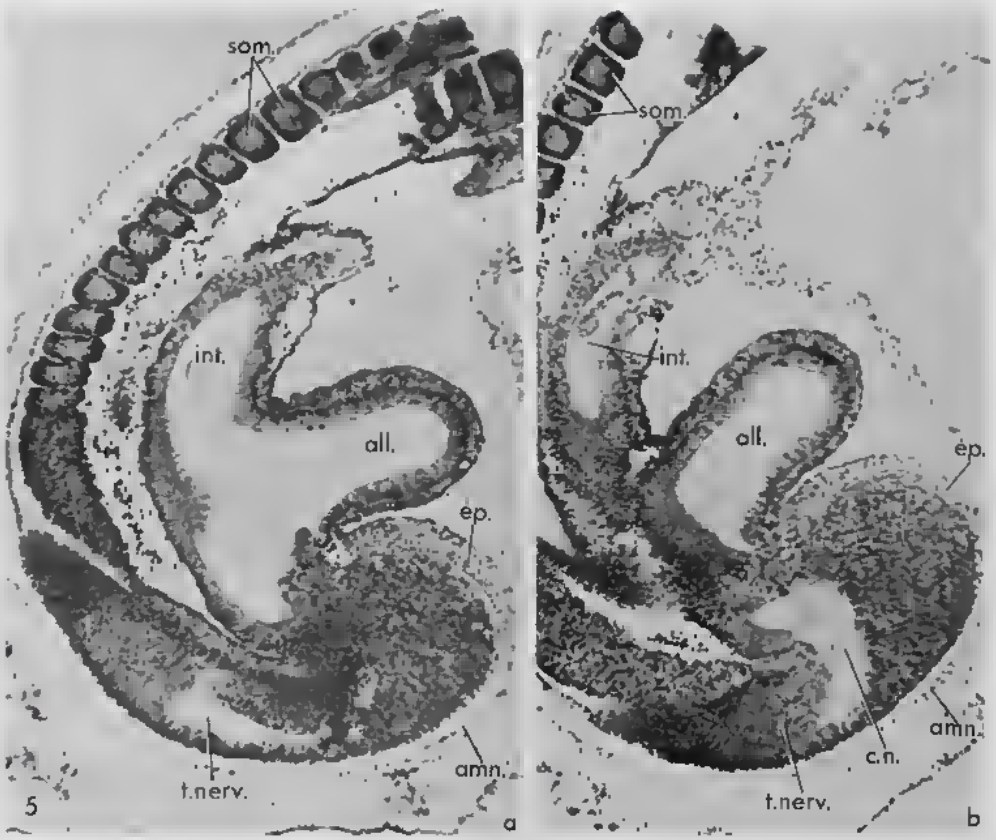
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris



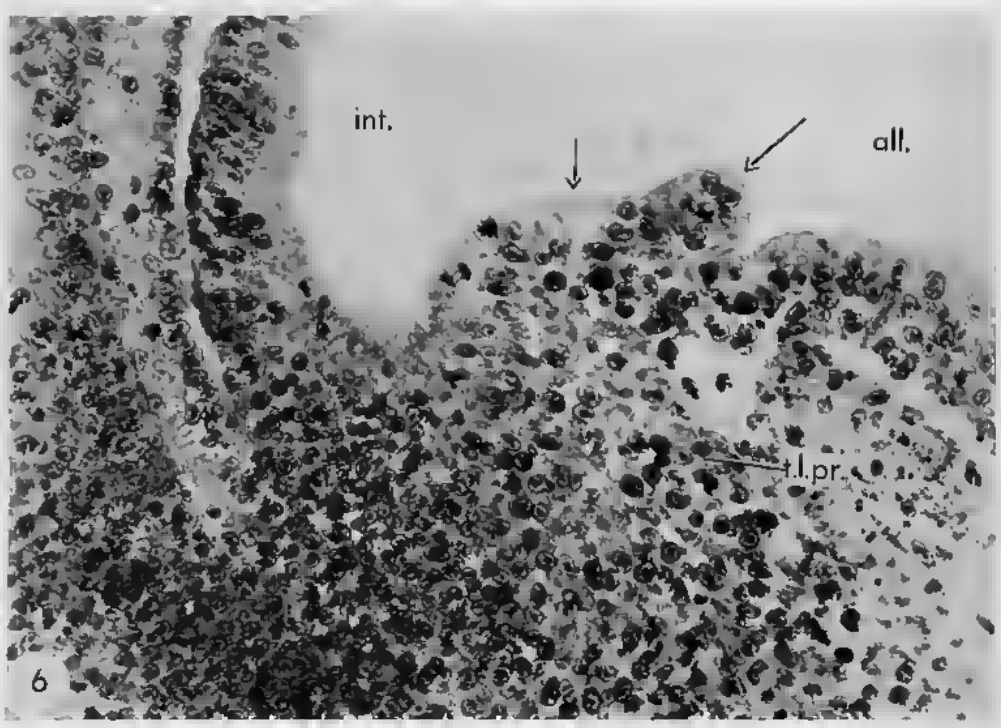
PHOTOGRAPHIE 4, *a-d.* — Quatre sections transversales (*a* à *d*) à travers l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 3,5 mm de longueur. De *a* à *d*, on se déplace dans le sens crânio-caudal; la coupe *a* passe à hauteur de l'intestin primitif (int. pr.), ouvert sur le vitellus; la coupe *b* intéresse le cul-de-sac intestinal postérieur (c. s. int. post.), au niveau où il s'ouvre dans le canal neurentérique (c. n.); la coupe *c* intéresse la région postérieure du cul-de-sac intestinal et montre comment la paroi dorsale de cette formation est en continuité avec le massif cellulaire de la ligne primitive (l. pr.); la coupe *d*, située en arrière de la précédente montre l'ébauche de l'allantoïde (é. all.), située ici dans le prolongement caudal du cul-de-sac intestinal postérieur (cet embryon est un peu moins développé que celui représenté sur les photographies 1 et 2) et dont la paroi postérieure est liée au massif cellulaire de la ligne primitive. (ama. : amnios; ép. : épiblaste; somat. : somatopleure; splanch. : splanchnopleure; t. nerv. : tube nerveux.) [Gr. = 146.]

Source : MNHN, Paris



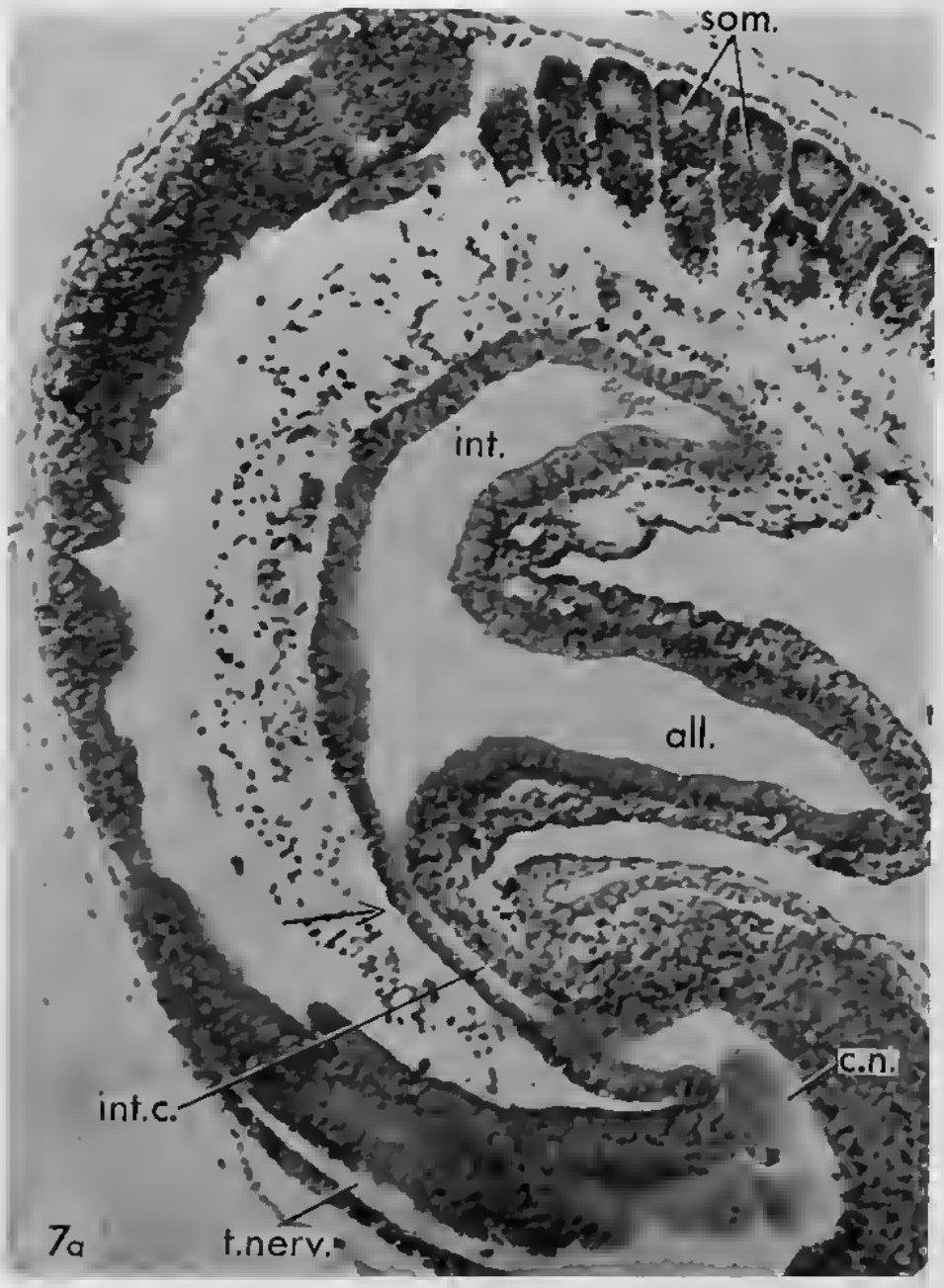
PHOTOGRAPHIES 5 *a* et 5 *b*. — Deux sections sagittales de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 3,5 mm de longueur (mensuration, avant fixation); sur la photographie *a*, on voit la réunion de l'intestin (int.) et de l'allantoïde (all.) et sur la photographie *b*, la position du canal neurentérique (c. n.). [amn. : amnios; ép. : épiblaste; som. : somites; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 70,5.)

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 6. — Vue à un plus fort grossissement, d'une partie de la coupe reproduite sur la photographie 5 *a* : on voit que le tissu de la ligne primitive (t. l. pr.) remonte jusque dans la paroi épithéliale, située à la base ventrale de l'allantoïde (région indiquée par les deux flèches). [Gr. = 333.]

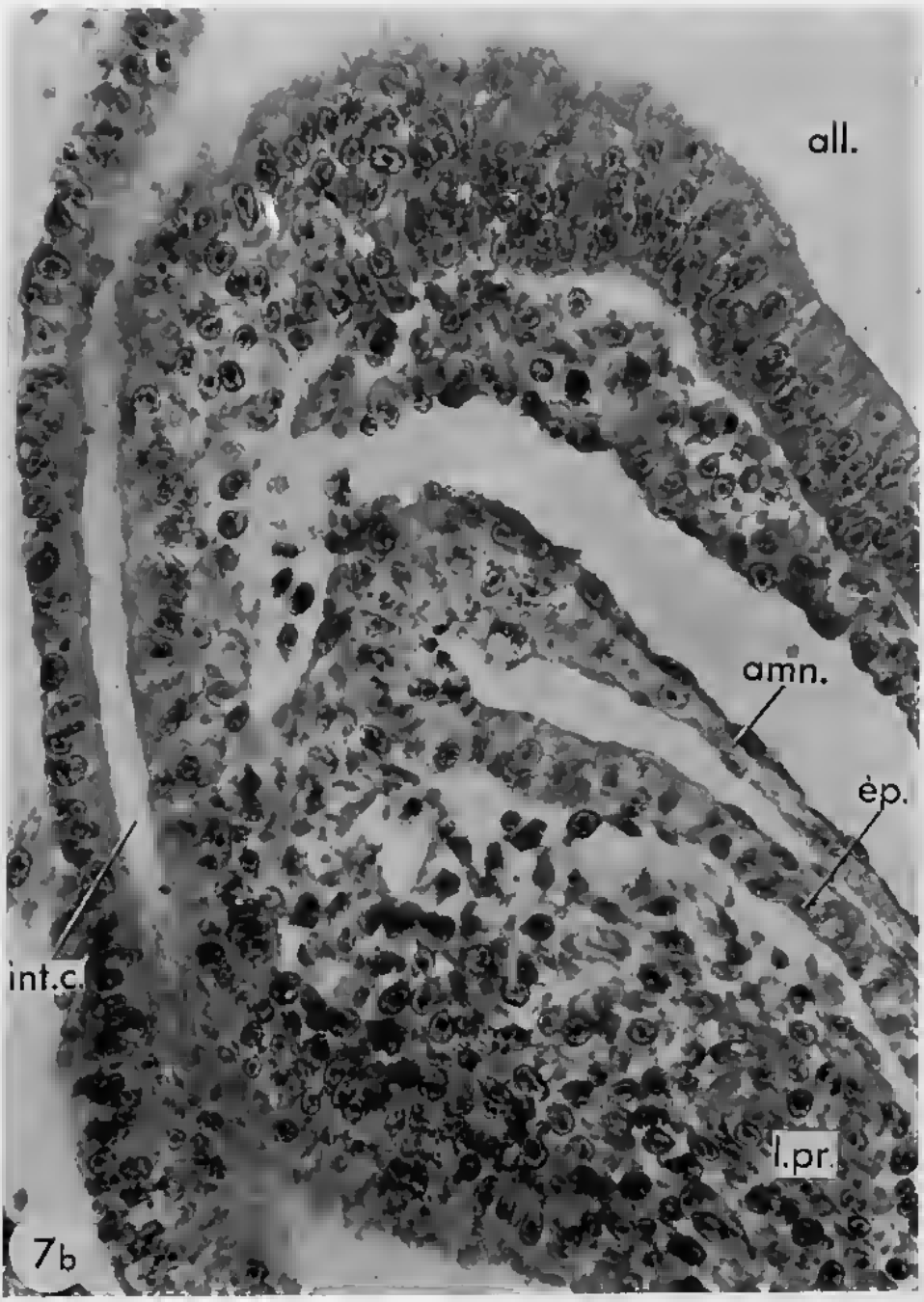
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 7 *a*. — Section sagittale médiane de la région postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 5 mm de longueur (mensuration, avant fixation) dont le bourgeon allantoïdien mesurait 0,7 mm de longueur. L'étirement de la partie postérieure du cul-de-sac intestinal postérieur a donné naissance à l'intestin caudal (int. c.), encore relié au tube nerveux (t. nerv.), par le canal neurentérique (c. n.). [all. : allantoïde; int. : intestin; som. : somites.] (Gr. = 132.)

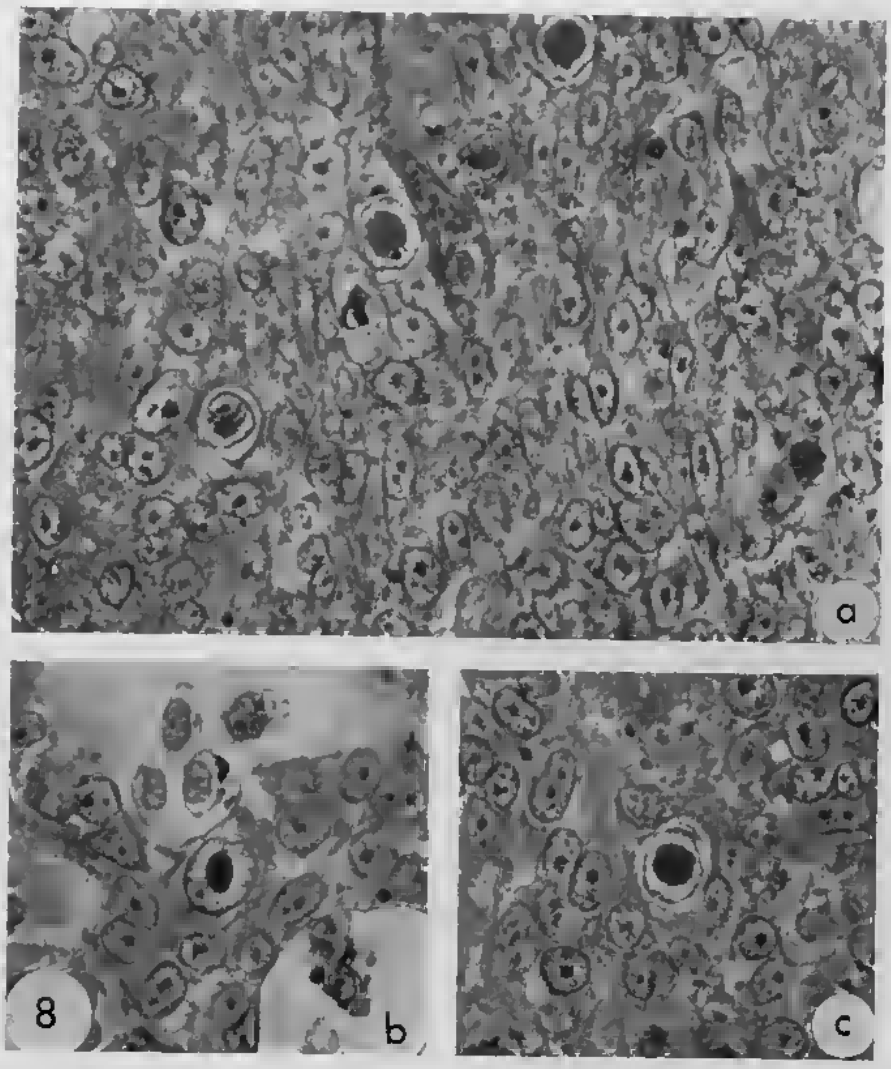
BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 7 *b*. — Vue à un plus fort grossissement (Gr. = 462), de la région située à la base de l'allantoïde, de l'embryon représenté sur la photographie 7 *a* : des cellules de la ligne primitive sont encore disposées le long de la paroi ventrale de l'intestin caudal; ventralement, par rapport à elles, des vaisseaux sanguins, sont interposés entre l'intestin caudal et la charnière du repli amniotique; il n'y a pas à ce stade, de contact ecto-endodermique. (Mêmes lettres que pour la figure précédente.)

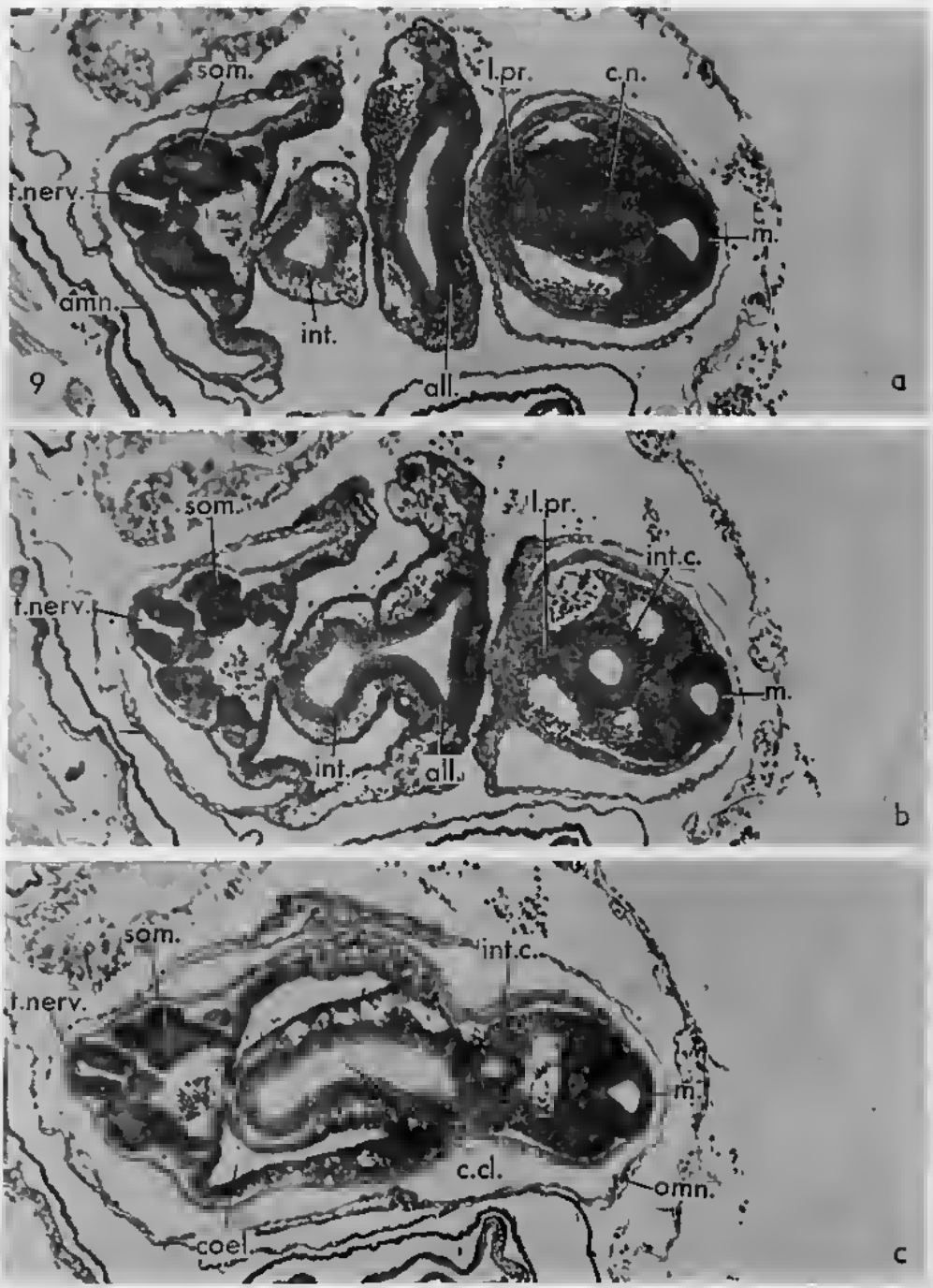
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 8. — Anomalies nucléaires (sortes d'« inclusions nucléaires »), observées dans des cellules de la ligne primitive de jeunes embryons d'Orvet de 4 mm de longueur.

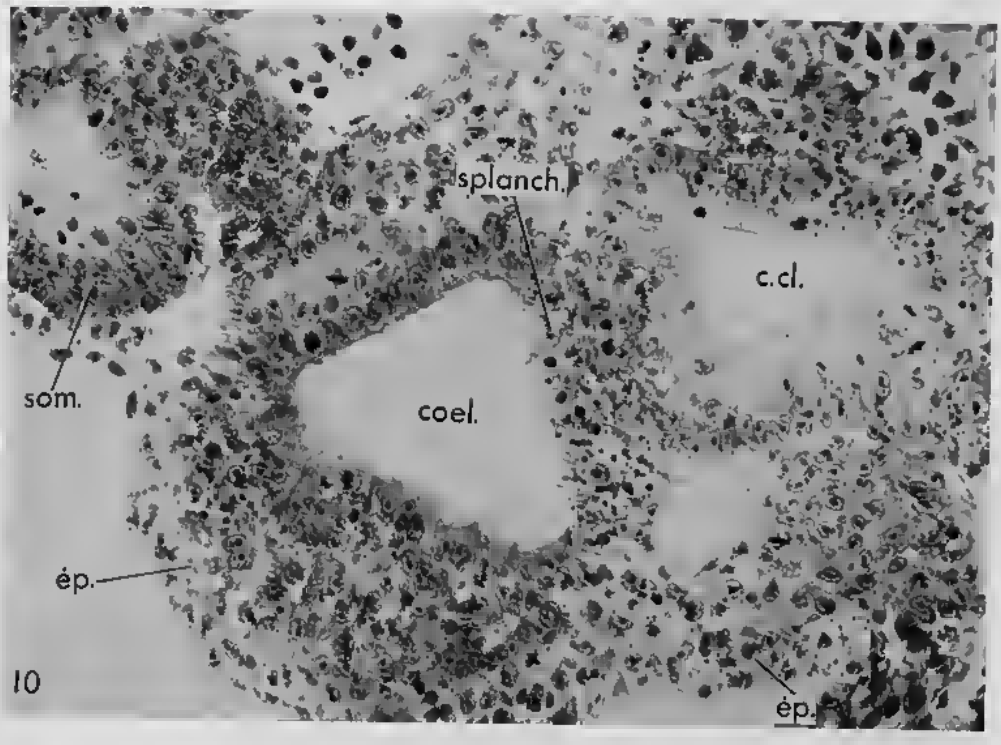
B.Rt DE MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIES 9 *a*, *b*, *c*. — Trois sections transversales de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 4,8 mm de longueur. L'allantoïde (all.) s'unit à l'intestin (int.), sur la photographie *b*; la chambre cloacale (c. cl.) est visible sur la photographie *c*; la base de la queue, s'unit au tronc, sur la photographie *c*; noter la présence d'un amas de cellules de la ligne primitive (l. pr.), sur la paroi ventrale de l'intestin caudal (int. c.). [amn. : amnios; coel. : coelome; m. : moelle épinière; som. : somite; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 13,6.)

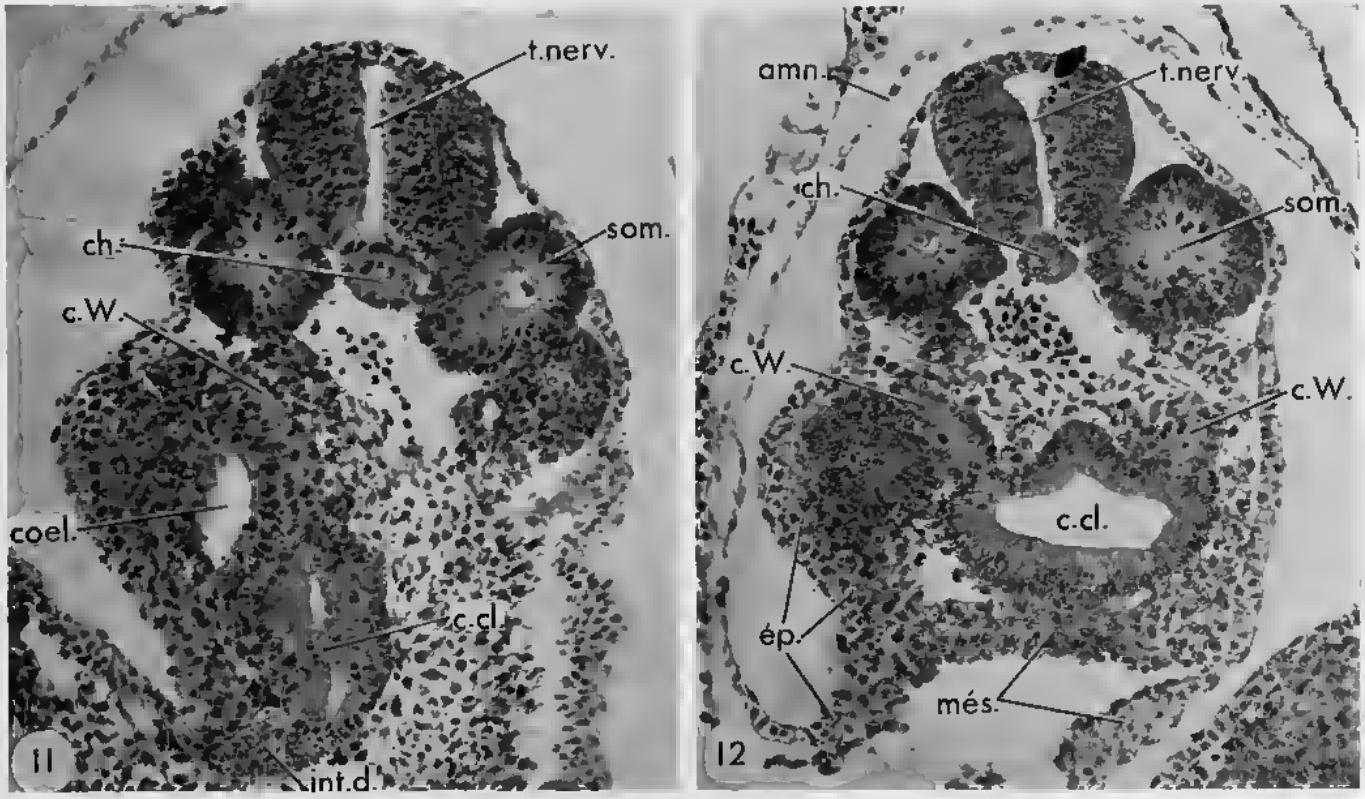
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 10. — Coupe transversale de la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 4,5 mm de longueur; dans la région où la partie postérieure du coelome interne (coel.) arrive au contact de la chambre cloacale (c. cl.), il existe de nombreuses cellules en dégénérescence dans la paroi de la splanchnopleure. (Gr. = 344.)

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

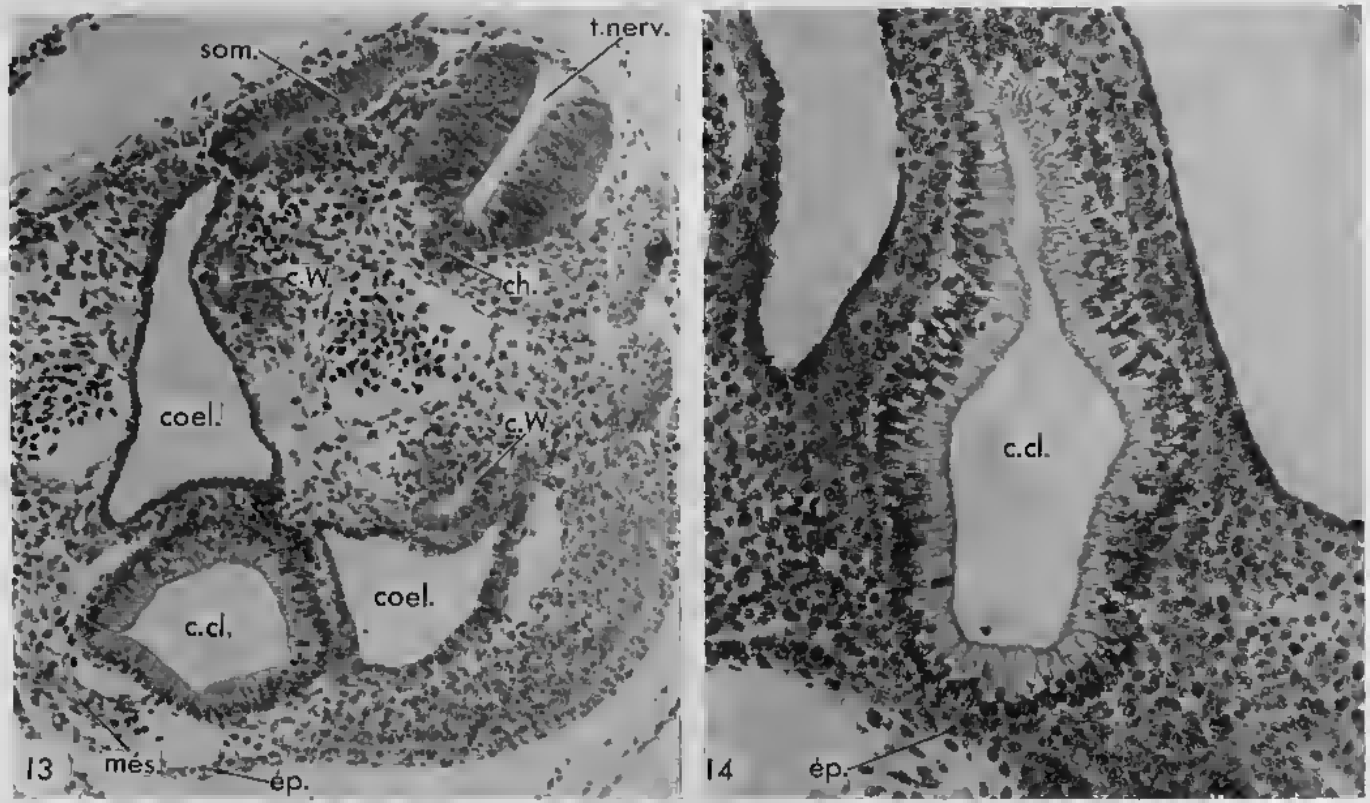
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 11. — Coupe de la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 5 mm de longueur (distance courbure cervicale-courbure caudale). En arrière de la partie postérieure de la chambre cloacale (c. cl.), l'intestin caudal dégénère (int. d.). [c. W. : partie postérieure du canal de Wolff; ch. : chorde dorsale; coel. : coelome; som. : somites; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 172.)

PHOTOGRAPHIE 12. — Section transversale de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 4,6 mm de longueur (mesuré, après fixation); la coupe passe à travers la chambre cloacale (c. cl.); les canaux de Wolff (c. W.) s'insèrent maintenant sur la paroi dorsale de cette chambre; à ce niveau, la chambre cloacale est bordée ventralement, seulement par des assises mésodermiques (més.). [amn. : amnios; ch. : chorde dorsale : ép. : épiblaste : som. : somite; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 172.)

Source : MNHN, Paris

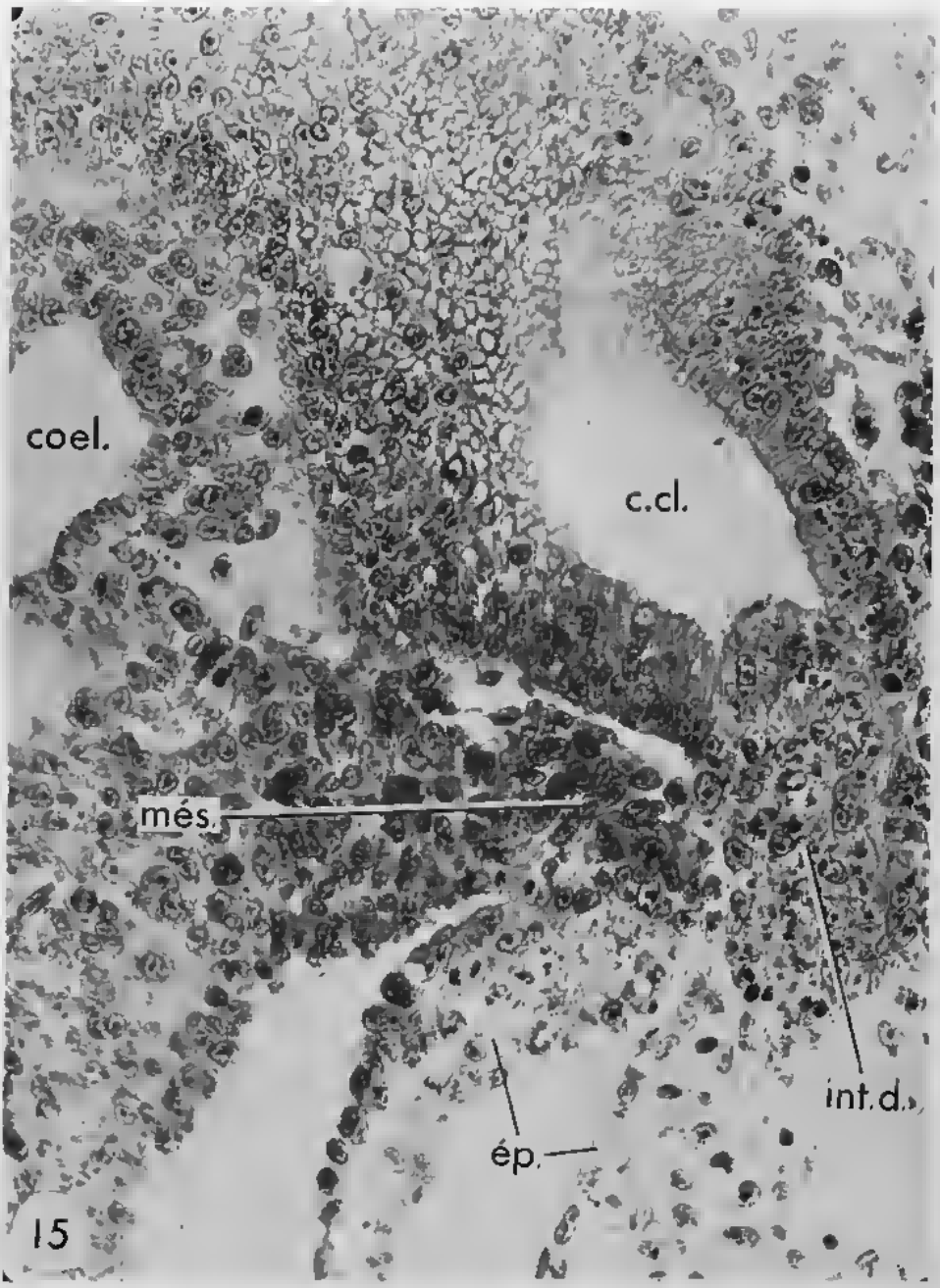


PHOTOGRAPHIE 13. — Coupe à travers la chambre cloacale (c. cl.) d'un embryon d'Orvet de 5,5 mm de longueur (distance courbure cervicale-courbure caudale, mesurée après fixation). [c. W. : canal de Wolff; ch. : chorde dorsale; coel. : coelome; ép. : épiblaste; més. : mésoblaste; som. : somite; t. nerv. : tube nerveux.] (Gr. = 156.)

PHOTOGRAPHIE 14. — Coupe transversale à travers l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 6 mm de longueur dont l'allantoïde forme un sac d'environ 6 mm de longueur; la section passe au voisinage de la base de la queue et montre la forme de la chambre cloacale (c. cl.) et la structure de sa paroi épithéliale. (ép. : épiblaste.) [Gr. = 239.]

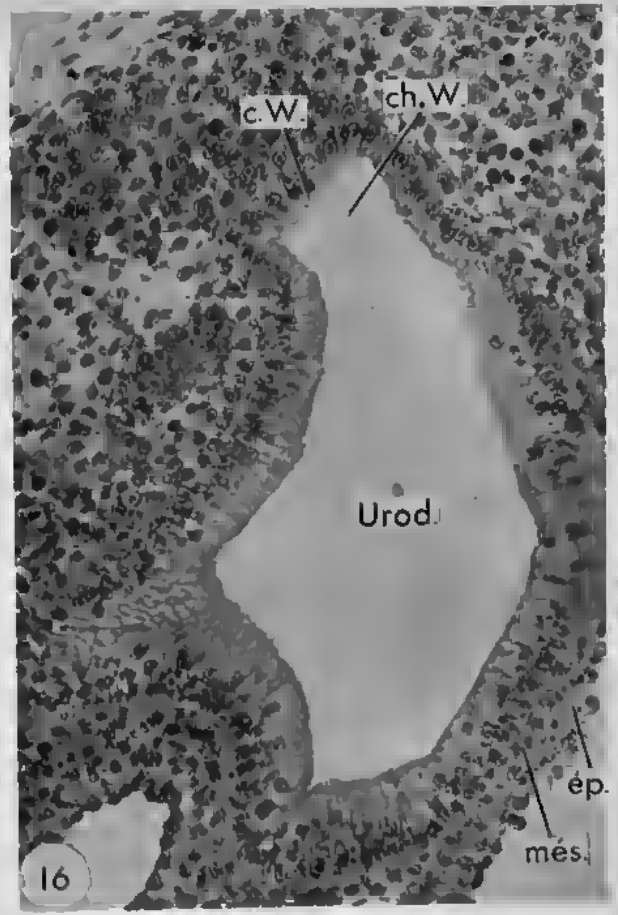
BIBL. DU MUSÉUM D'HIST.

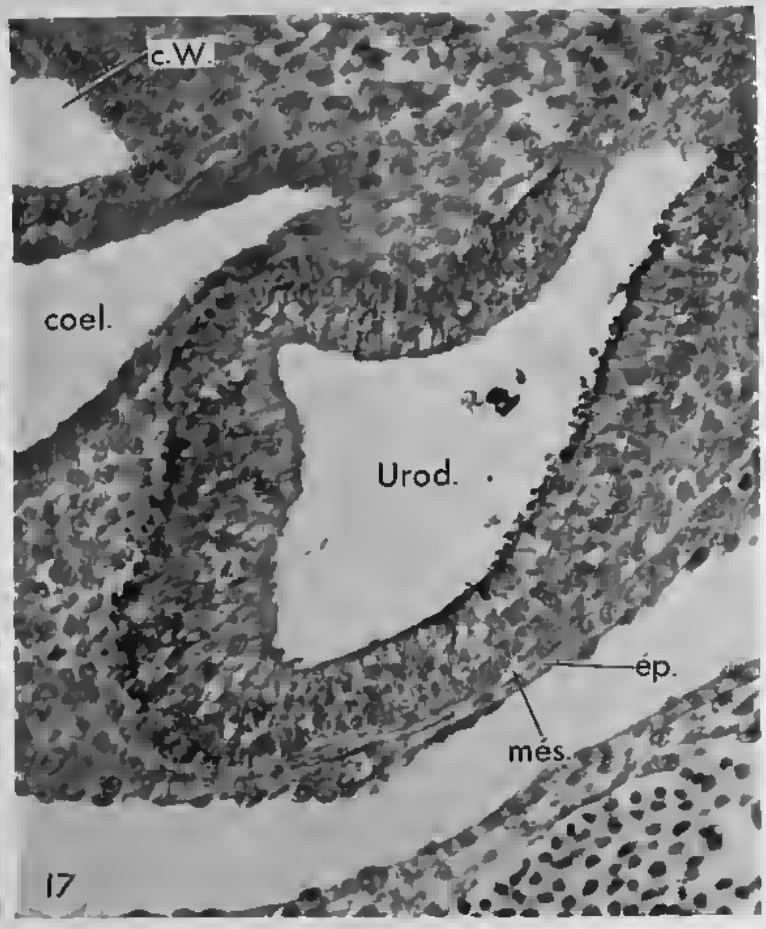
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 15. — Section, dans le plan sagittal médian, de la chambre cloacale (c. cl.) d'un embryon d'Orvet de 4 mm de longueur; un tronçon d'intestin caudal en dégénérescence (int. d.), est appendu à la partie caudale de la chambre cloacale; ventralement, par rapport à lui, se trouve un amas de cellules mésenchymateuses et la charnière du repli épiblastique (ép.) qui limite la dépression sous-caudale. (Gr. = 320.)

Source : MNHN, Paris



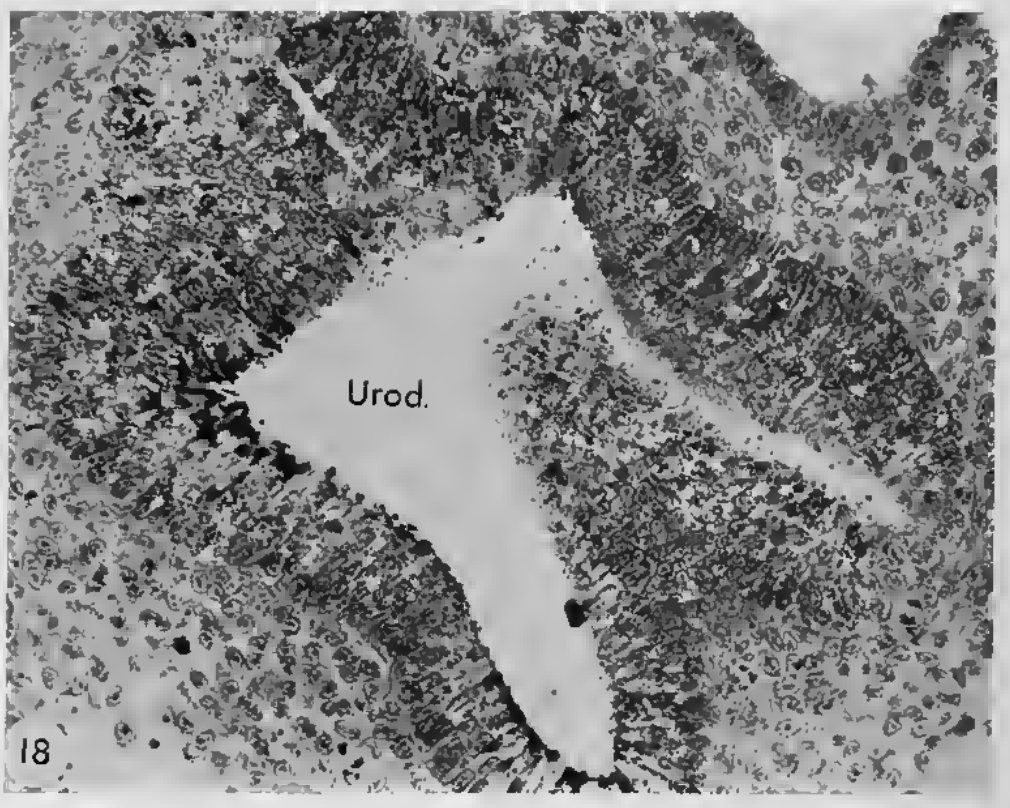


PHOTOGRAPHIE 16. — Coupe transversale intéressant la chambre cloacale d'un embryon d'Orvet de 5.5 mm de longueur, et dont l'allantoïde forme un sac de 3,5 mm de longueur: l'extrémité caudale du canal de Wolff (c. W.) gauche, dilatée en une large chambre (ch. W.), s'abouche dans l'urodaeum (Urod.). L'épithélium du canal de Wolff est bien différent de celui de la paroi urodaeale. (Gr. = 244.)

PHOTOGRAPHIE 17. — Coupe transversale, intéressant l'urodaeum (Urod.), de la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 6,5 mm de longueur et dont l'allantoïde forme un sac de 5 mm de longueur; le bord ventral de la chambre urodaeale est séparé de l'épiblaste (ép.) par des cellules mésodermiques (més.). [c. W. : canal de Wolff; coel. : coelome.] (Gr. = 370.)

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

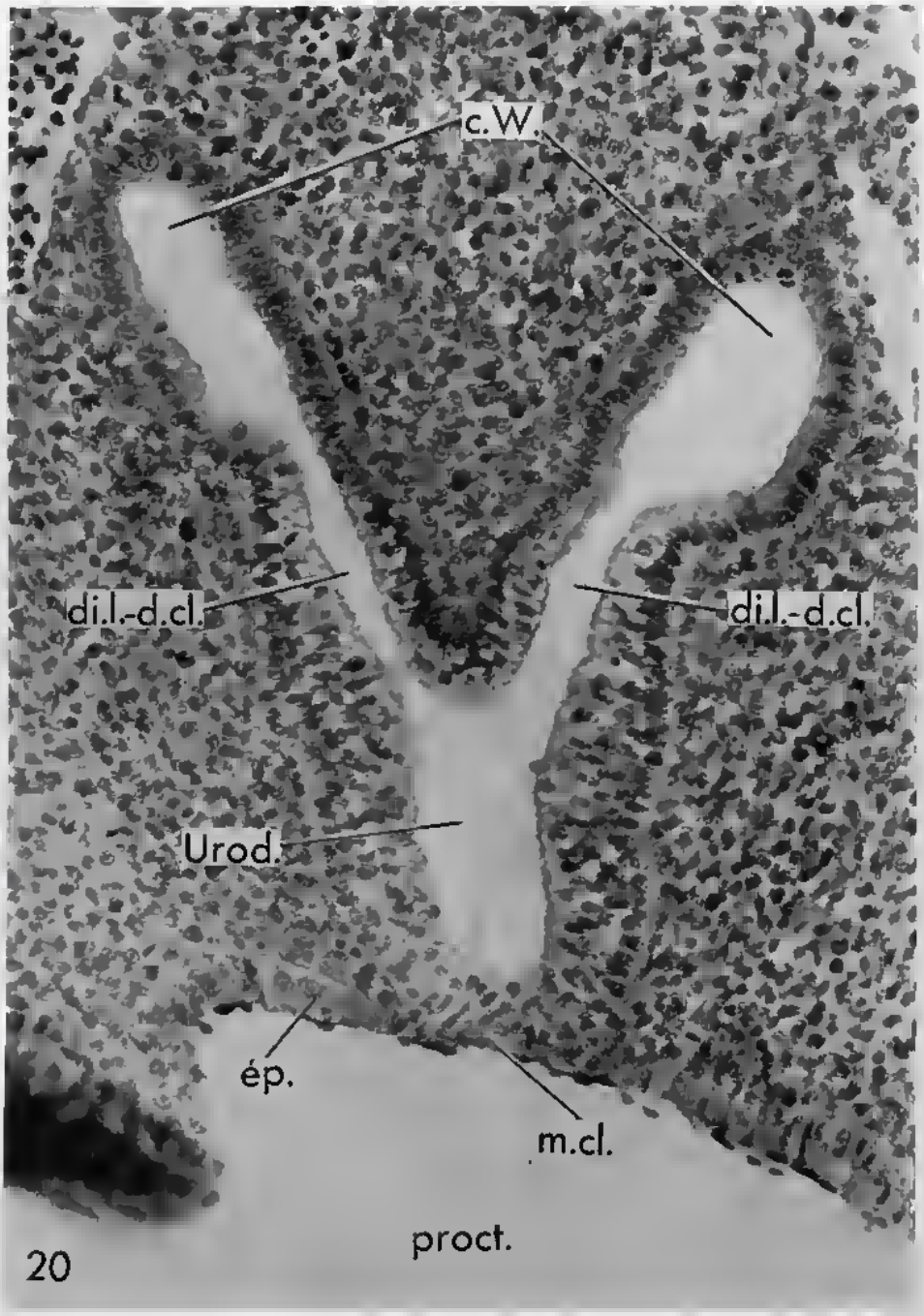


PHOTOGRAPHIE 18. — Coupe à travers la partie postérieure, bilobée, de la chambre urodaeale (Urod.), d'un embryon d'Orvet pesant 38,6 mg; les coupes ont été traitées par la méthode à l'APS, pour mettre en évidence les nombreuses granulations donnant une réaction positive à l'APS, présentes dans les cellules de l'épithélium urodaeal. (Gr. = 379.)

Source : MNHN, Paris

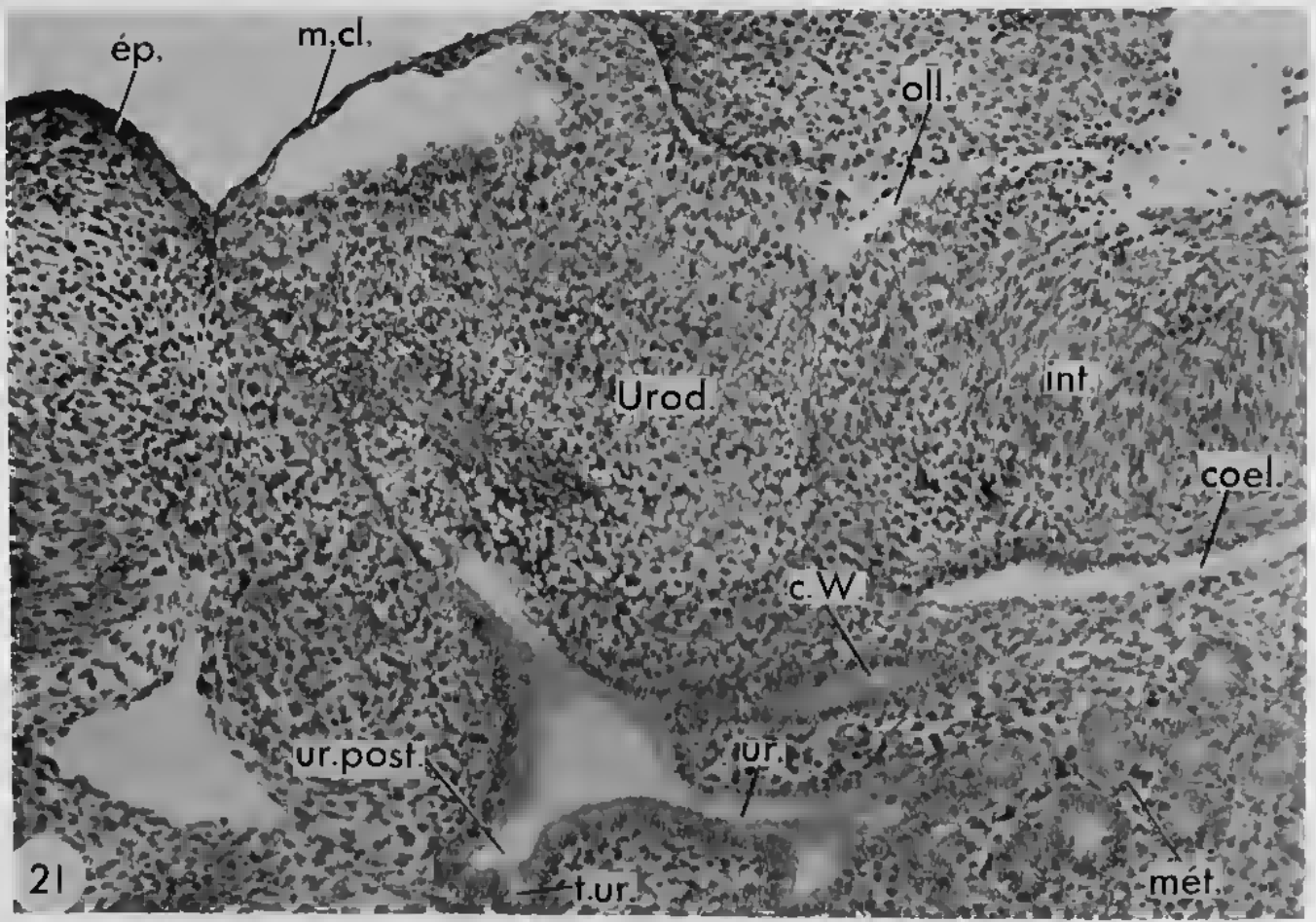
PHOTOGRAPHIE 19. — Coupe sagittale paramédisne, de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet pesant environ 60 mg. Le canal de Wolff (c. W.) est dilaté dans sa partie terminale en une chambre (d. c. c. W.) qui reçoit l'uretère (ur.) et qui s'ouvre dans l'urodaeum (Urod.). Noter les aspects différents de l'épithélium du canal de Wolff, dans la paroi médiane de la chambre et dans sa paroi latérale; l'épithélium urodaeal est pseudostratifié, différent de celui du canal de Wolff. (coel. : coelome.) [Gr. = 390.]

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 20. — Section transversale de la partie postérieure de l'urodaeum (Urod.) d'un embryon d'Orvet pesant 65 mg; l'urodaeum n'est pas encore ouvert à l'extérieur et une mince lame mésodermique et quelques cellules épiblastiques (ép.) recouvrent sa paroi ventrale. La chambre urodaeale a formé deux expansions dorsales (di. l.-d. cl.), les « cornes du cloaque », dans lesquelles s'ouvrent les canaux de Wolff (c. W.); l'épithélium de ces canaux, unistratifié, formé de cellules à cytoplasme uniformément teinté, dépourvu d'aires claires, est différent de l'épithélium urodaeal. (m. cl. : membrane cloacale; proct. : proctodaeum). [Gr. = 347.]

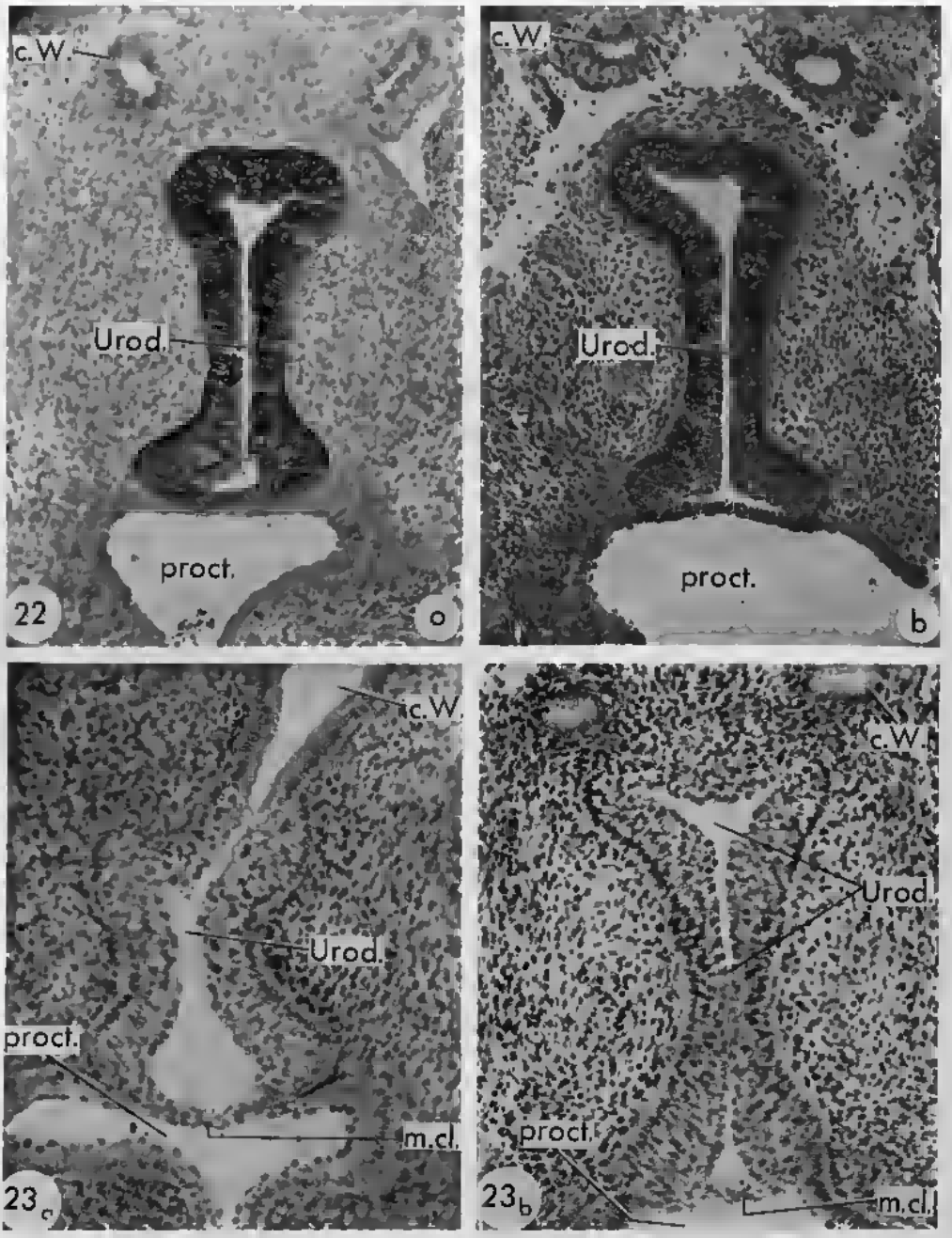
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 21. — Section sagittale, tangenticlle (latérale gauche) de l'urodaeum (Urod.) d'un embryon d'Orvet pesant environ 90 mg, montrant la jonction des conduits urogénitaux avec la paroi dorsale de l'urodaeum; canal de Wolff (c. W.) et uretère (ur.) s'ouvrent dans une chambre commune qui rejoint la partie postérieure de la paroi dorsale de l'urodaeum; de cette chambre commune est issu l'uretère postérieur (ur. post.), dans lequel s'ouvre une petite vésicule (t. ur.), ébauche d'un tube urinaire. (coel. : coelome; ép. : épiblaste; int. : intestin postérieur; m. cl. : membrane cloacale; mét. : métanéphros.) [Gr. = 210.]

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris



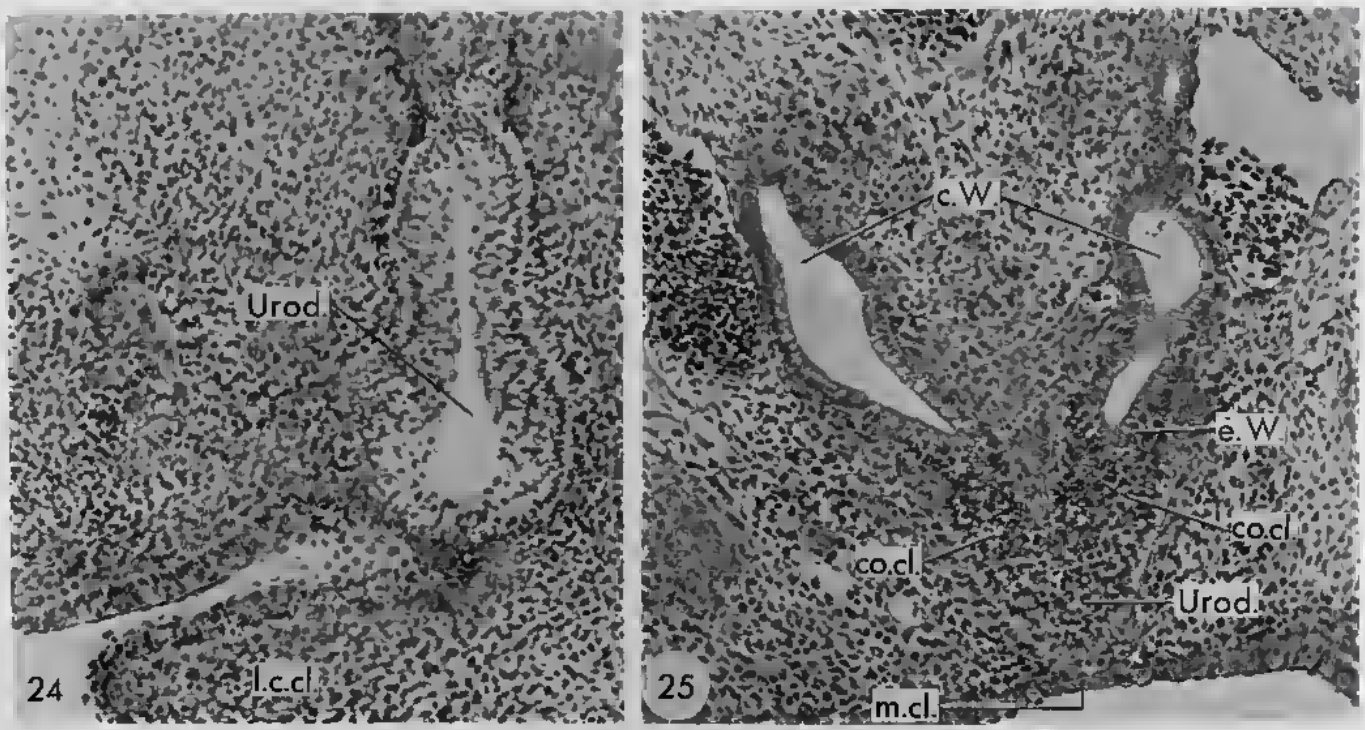
PHOTOGRAPHIE 22 *a* et *b*. — Deux sections transversales de l'urodaeum de deux embryons d'Orvet pesant respectivement 95,3 et 81,7 mg. La photographie 22 *a*, reproduit une coupe colorée au carmin de Best; la photographie 22 *b*. reproduit une section de l'urodaeum (embryon fixé au Zenker), prétraitée à la salive, puis soumise à la réaction de l'APS. Ces deux coupes mettent en évidence la richesse en un polysaccharide, non digestible par l'amylase, des cellules de l'épithélium urodacal. (Gr. = 143.)

PHOTOGRAPHIES 23 *a* et *b*. — Sections transversales de l'urodaeum (Urod.) de deux embryons d'Orvet pesant 90 mg. L'extrémité distale (ventrale) de l'urodaeum tend à faire saillie dans le proctodaeum; sur la photographie 23 *a*, la membrane cloacale (m. cl.) est formée par l'accolement de la paroi ventrale de l'urodaeum et de l'épiblaste (l'assise mésodermique antérieurement interposée entre ces deux lames épithéliales a maintenant disparu); chez l'embryon dont une coupe de l'urodaeum est reproduite sur la photographie 23 *b*, seules quelques cellules épiblastiques sont présentes, sur le bord ventral de l'urodaeum; ce dernier n'est pas encore ouvert à l'extérieur mais la membrane cloacale (m. cl.) n'est, pratiquement plus, constituée que par la paroi de l'urodaeum. (c. W. : canal de Wolff; proct. : proctodaeum; ur. : uretère.) [Gr. = 185, pour la photographie 23 *a* et Gr. = 165, pour la photographie 23 *b*.]

Source : MNHN, Paris

8 564010 6

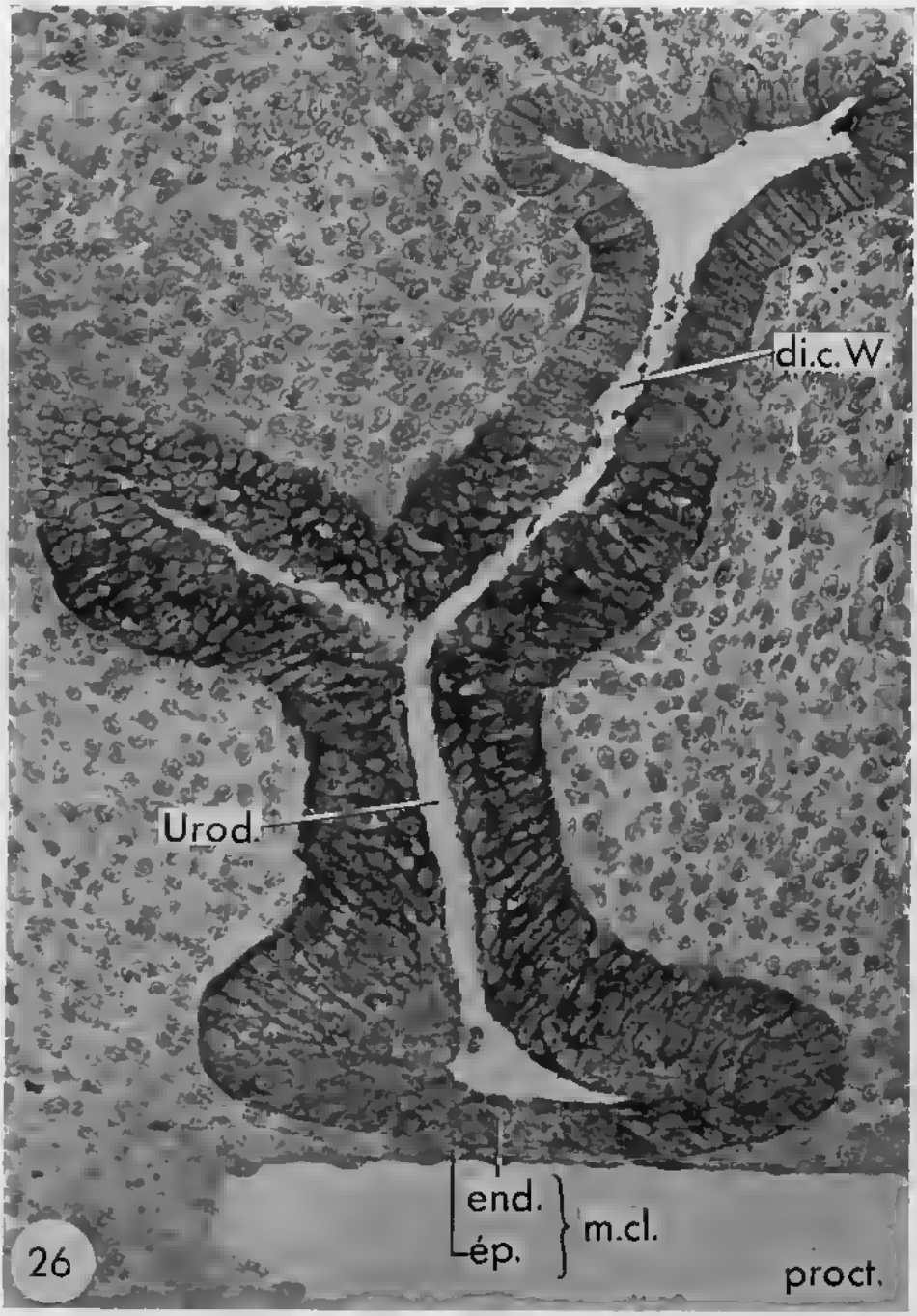
6 A



PHOTOGRAPHIE 24. — Coupe de l'urodaeum (Urod.) et de l'étroit espace proctodaeal, arrivant à son contact, chez un embryon d'Orvet de 81,5 mg. (l. c. cl. : lèvre caudale du cloaque.) [Gr. = 178.]

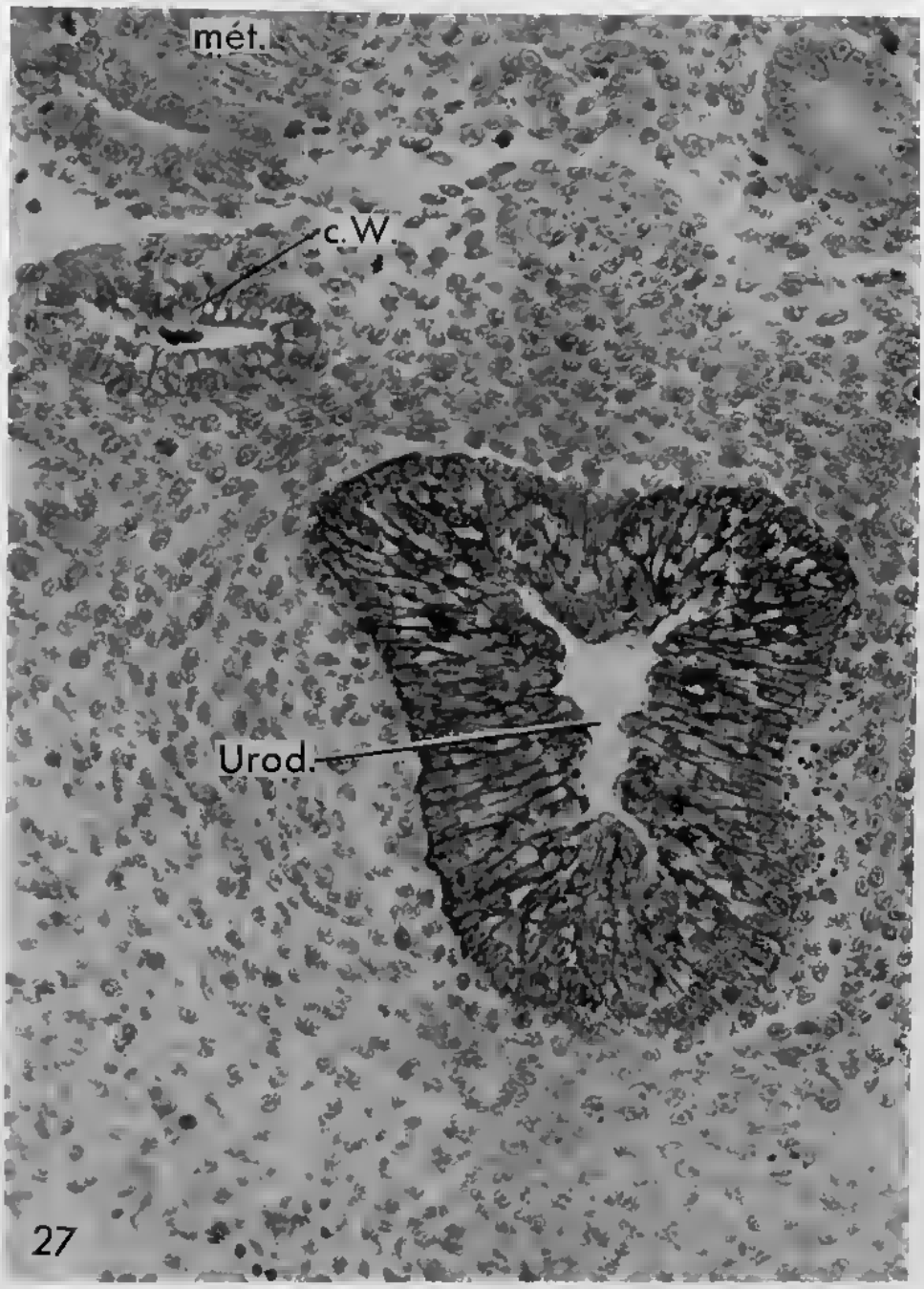
PHOTOGRAPHIE 25. — Coupe de la région postérieure de l'urodaeum (Urod.) d'un embryon d'Orvet de 66,8 mg; les deux diverticules dorsaux de la chambre urodaeale (cornes du cloaque, co. cl.), reçoivent les extrémités caudales des canaux de Wolff: la partie terminale de ces canaux est formée d'un épithélium dont les cellules présentent un cytoplasme clair (é. W. : épithélium wolffien; m. cl. : membrane cloacale.) [Gr. = 175.]

Source : MNHN, Paris



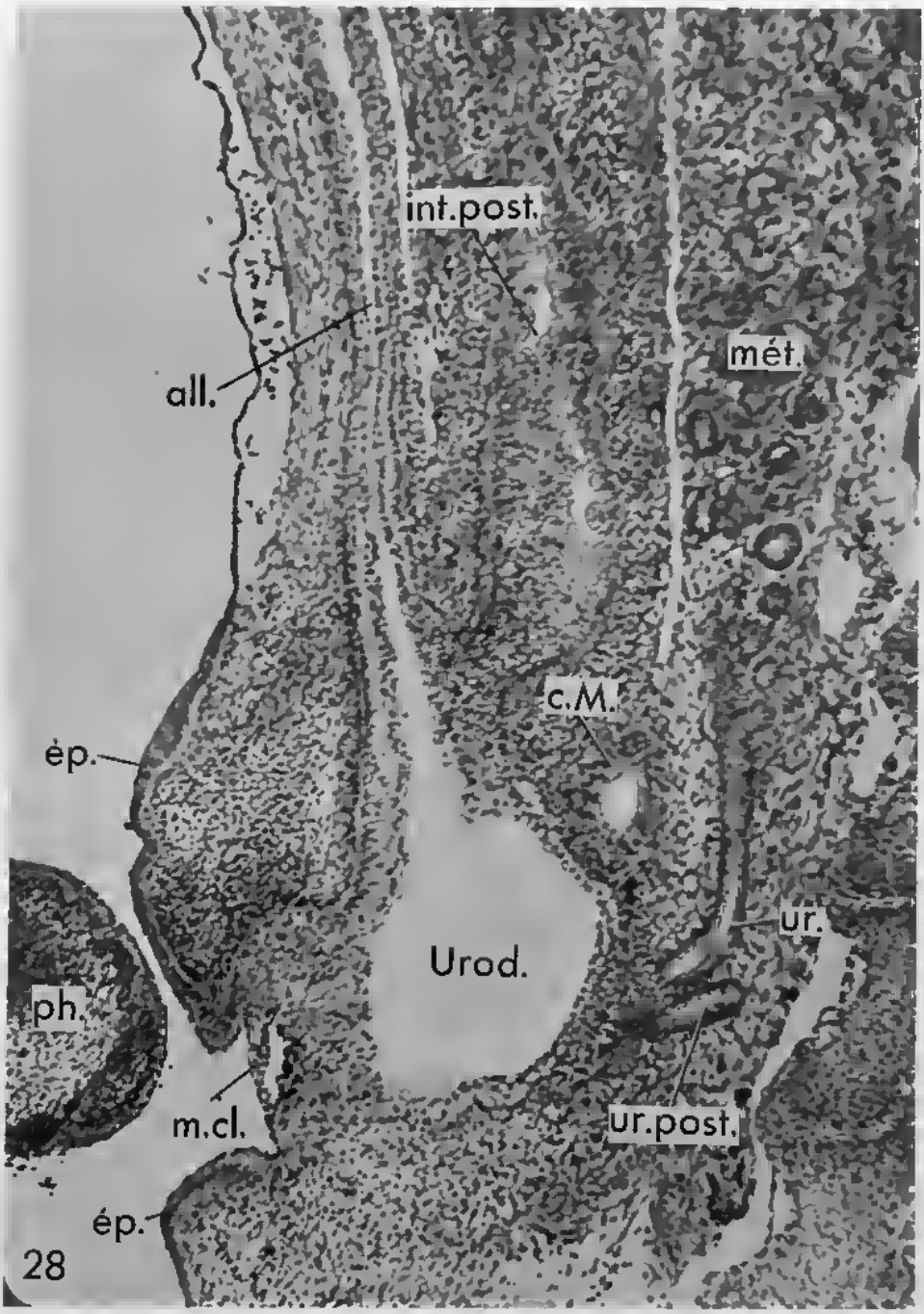
PHOTOGRAPHIE 26. — Coupe de l'urodaenm (Urod.) d'un embryon d'Orvet pesant 86,5 mg; la coupe a été colorée par le carmin de Best; l'épithélium de la partie (di. c. W.), commune au canal de Wolff et à l'uretère, partie qui s'abouche dans les cornes dorsales de l'urodaeum, est formée de cellules contenant un mucopolysaccharide dont la concentration est moindre que celle qui existe dans les cellules urodaeales. Cette coloration montre également qu'à ce stade, la membrane cloacale (m. cl.) est formée par l'accolement de la paroi ventrale de l'urodaeum (end.) et du feuillet épiblastique (ép.) qui lui, est dépourvu de mucopolysaccharide. (proct. : proctodaeum.) [Gr. = 464.]

Source : MNHN, Paris



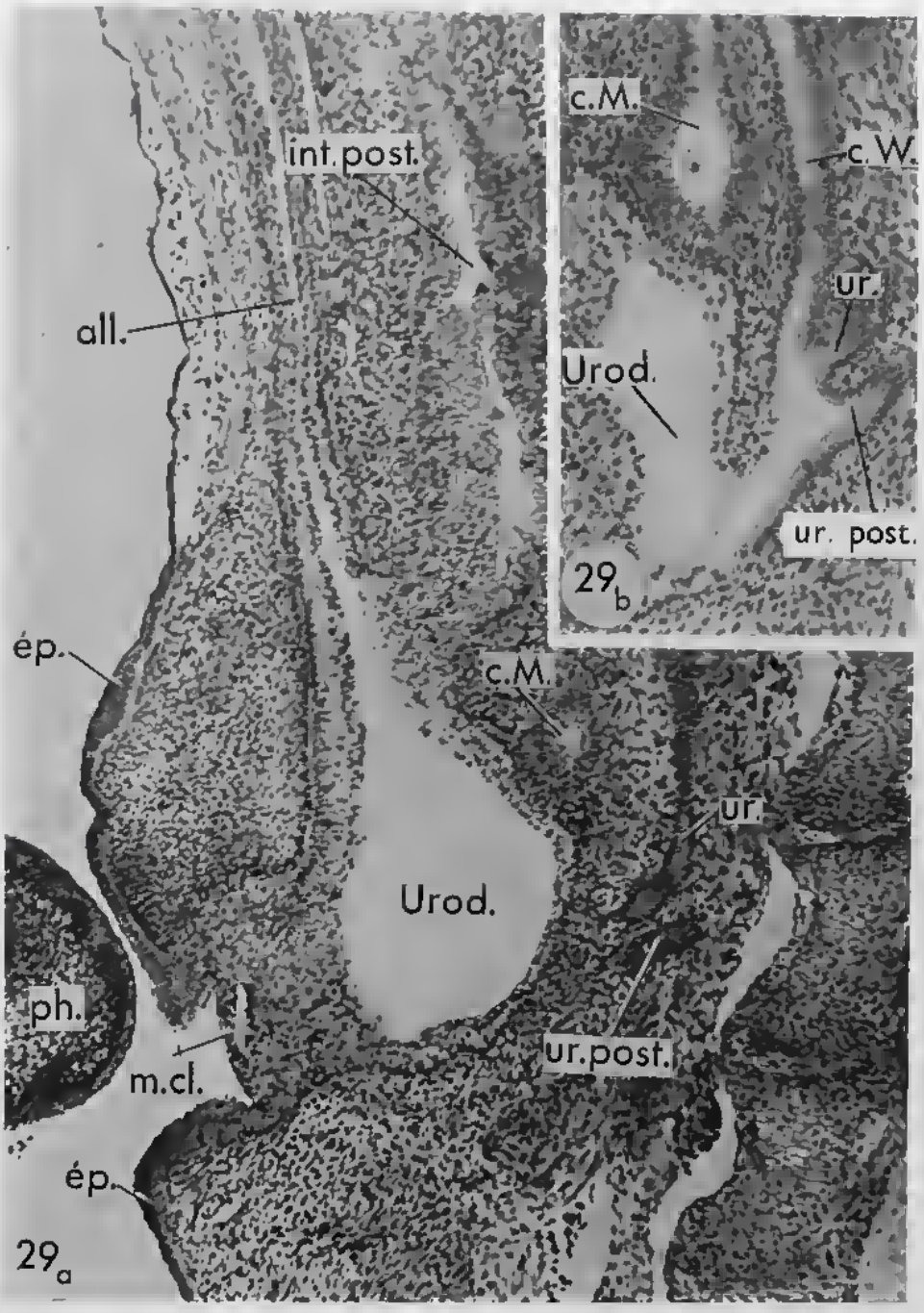
PHOTOGRAPHIE 27. — Coupe transversale de l'urodaeum (Urod.) d'un embryon d'Orvet pesant 85,6 mg; la coupe a été traitée par la méthode à l'APS; la partie du canal de Wolff (c. W.) située à proximité de l'urodaeum, possède un épithélium dont les cellules présentent une aire claire, cytoplasmique. (Gr. = 456.)

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 28. — Section sagittale paramédiane de l'extrémité postérieure du corps d'un embryon d'Orvet pesant environ 130 mg; ces coupes montrent la configuration générale de l'urodaeum (Urod.) : du côté crânial, l'allantoïde (all.) et l'intestin postérieur (int. post.) s'ouvrent dans l'urodaeum; les canaux de Müller (c. M.) viennent se terminer contre la partie supérieure du bord dorsal de l'urodaeum; les canaux de Wolff (c. W.) et les uretères (uretère principal, nr. et uretère postérieur, ur. post.) s'ouvrent, de chaque côté, dans la partie dorsale postérieure de la chambre urodaeale; l'urodaeum est encore fermé par la membrane cloacale (ép. : épiblaste; mét. : métanéphros; ph. phallus). [Gr. = 127.]

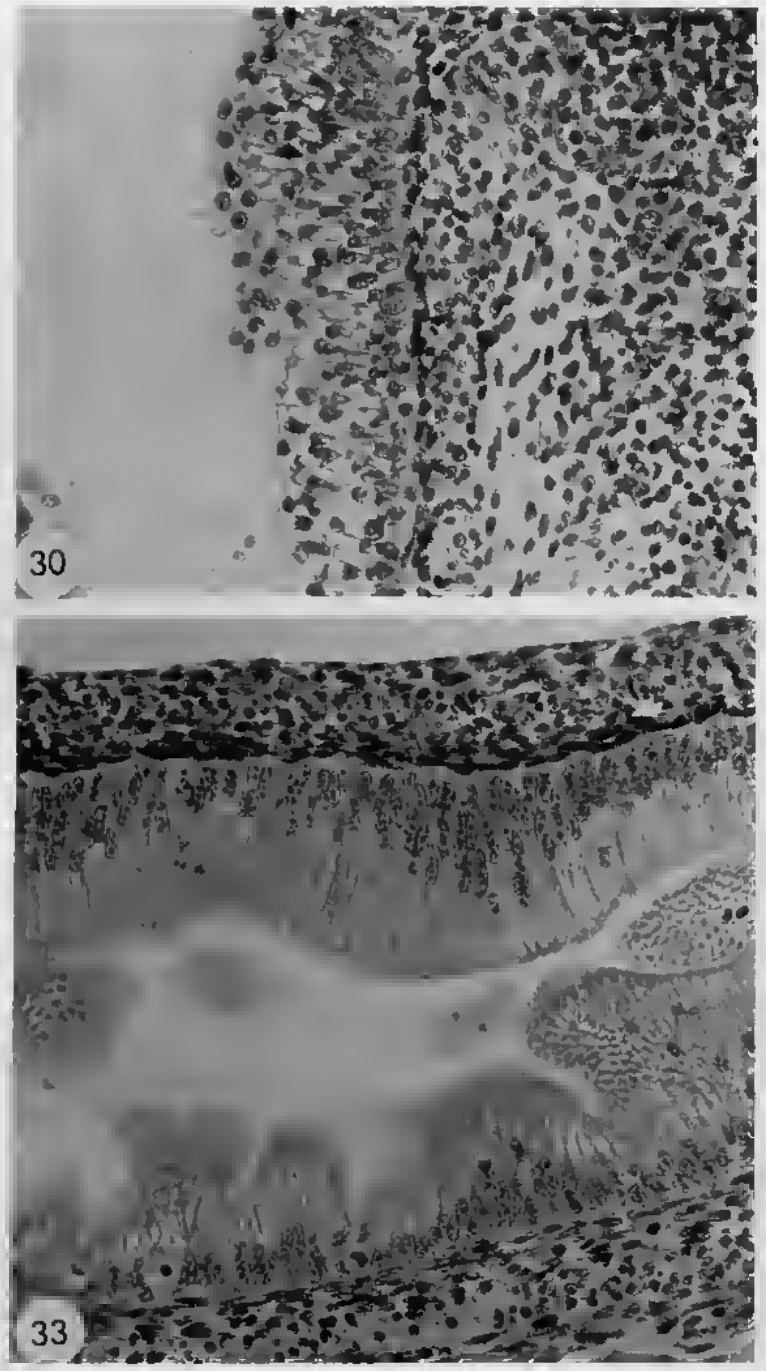
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 29 *a* et *b*. — Sections sagittales paramédianes, voisines de la section représentée sur la photographie 28, de l'extrémité postérieure du corps du même embryon, pesant 130 mg; on voit, sur la photographie 29 *b*, l'ouverture du canal de Wolff et des uretères, dans la partie dorsale de l'urodaeum (ép. : épiblaste; mét. : métanéphros; ph. : phallus). [Gr. = 127 pour la photographie 29 *a* et 184 pour la photographie 29 *b*.]

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

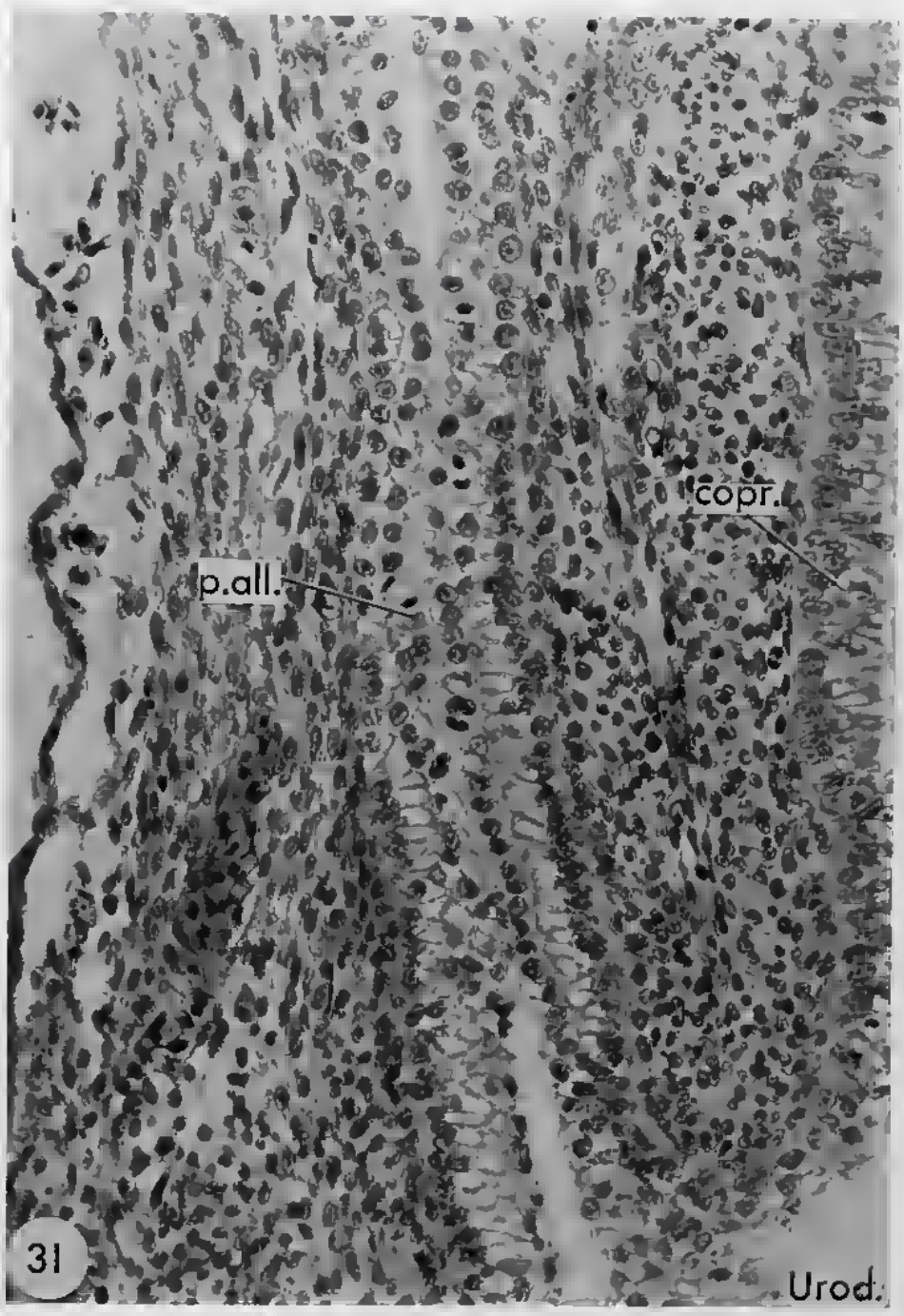


PHOTOGRAPHIES 30 à 33. — Vues à un plus fort grossissement de différentes parties de la région cloacale (fig. 30) et intestinale (fig. 33) de l'embryon d'Orvet pesant environ 130 mg, dont des coupes sagittales du cloaque sont représentées sur les figures 28 et 29.

La photographie 30 montre une partie de la paroi urodaeale : l'épithélium urodaeal est pluristratifié et formé de cellules possédant une aire claire, cytoplasmique.

(Gr. = 363 pour les photographies 30 et 33, et Gr. = 460 pour les photographies 31 et 32.)

Source : MNHN, Paris

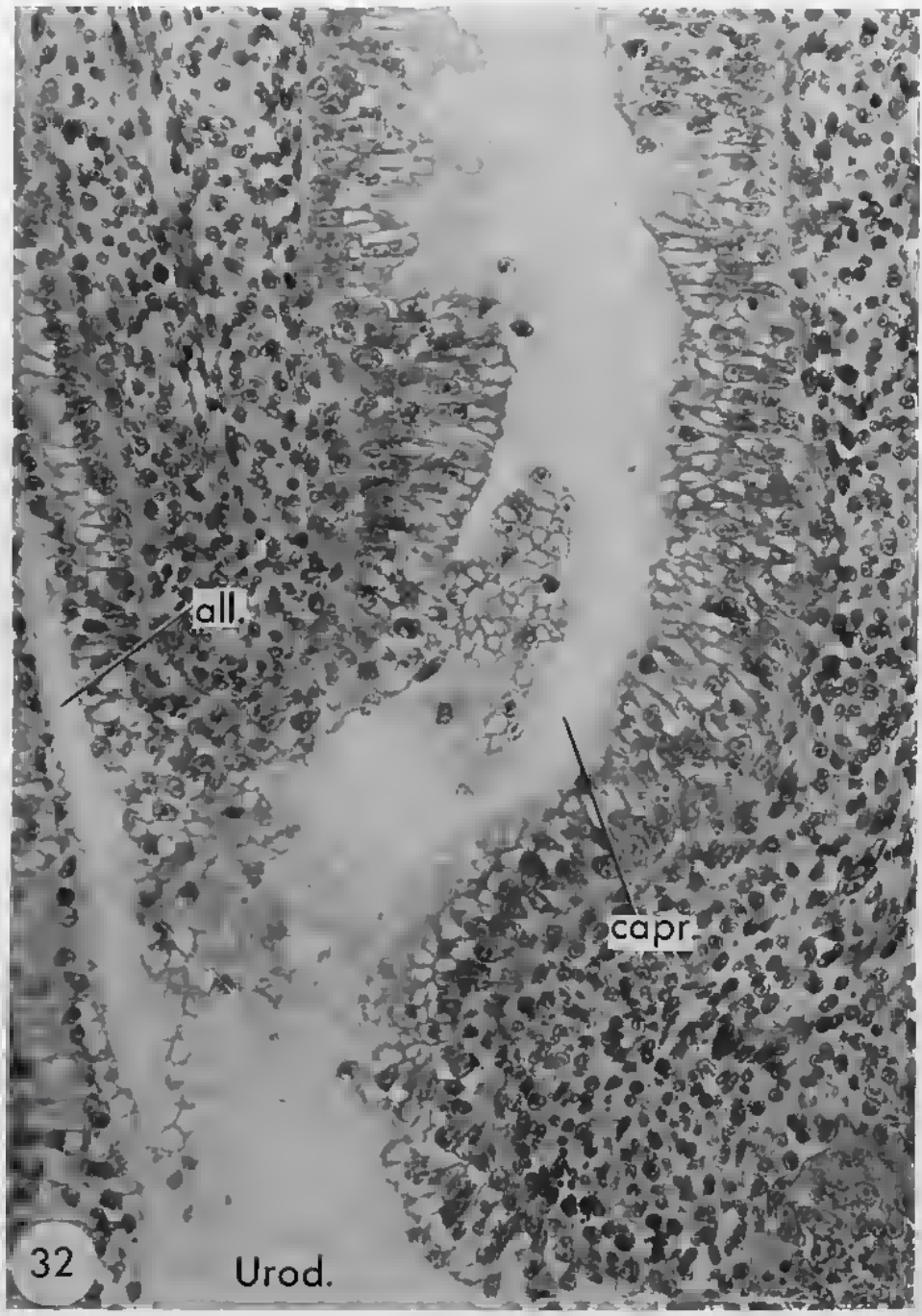


PHOTOGRAPHIE 31

La photographie 31 montre une coupe sagittale de la tige de l'allantoïde (all.) : dans la moitié inférieure de cette coupe, l'épithélium est de type urodaeal; dans la moitié supérieure de la coupe, il présente le « type urinaire ».

BL. D' MUSEUM D'HIST. NAT. UR.

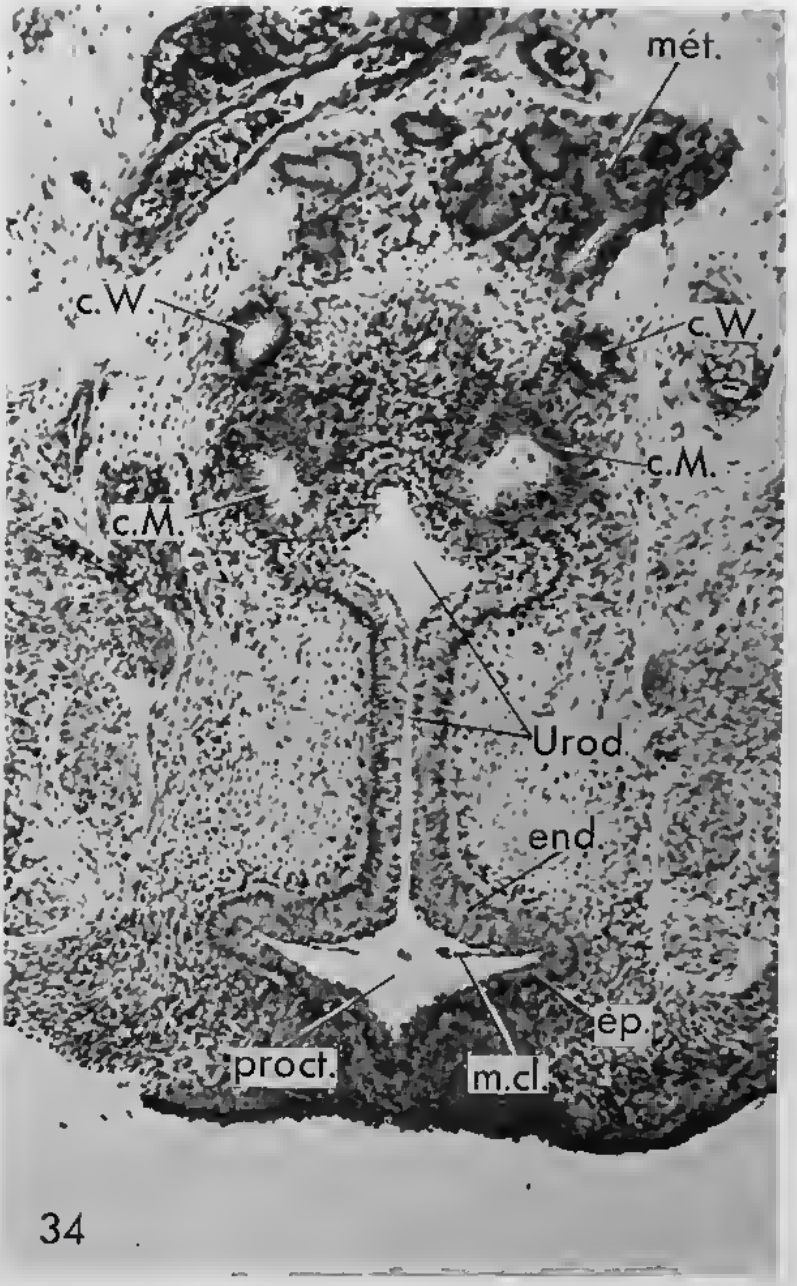
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 32

La photographie 32 montre la jonction du coprodaeum (copr.) et de l'urodaeum (Urod.); dans cette portion postérieure du coprodaeum, l'épithélium est formé de cellules, possédant une aire claire cytoplasmique, assez semblables à celles de l'urodaeum; plus crânialement dans l'intestin proprement dit, les cellules sont d'un type très différent (photographie 33) du précédent.

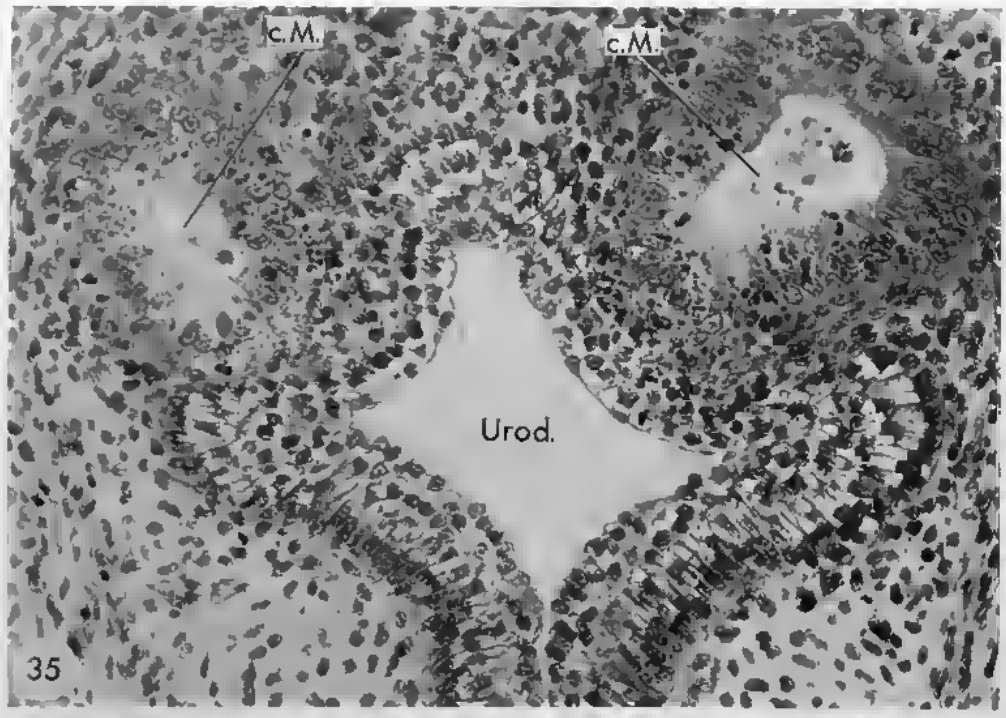
Source : MNHN, Paris

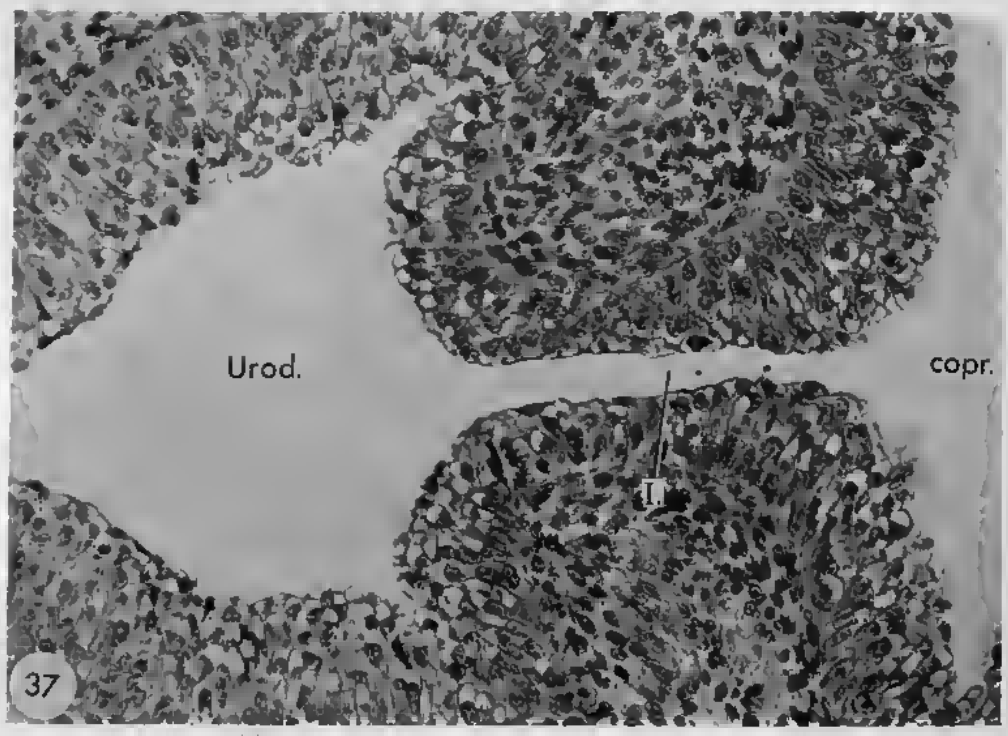


PHOTOGRAPHIE 34. — Section transversale, intéressant l'urodaeum (Urod.), de la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet pesant 145 mg; la membrane cloacale (m. cl.) est en train de se résorber et la chambre urodaeale communique avec le proctodaeum (proct.); endoderme urodaeal (end.) et épiblaste proctodaeal (ép.) s'affrontent à hauteur des bords de la membrane cloacale. Les canaux de Müller (c. M.), dilatés en bulbes se terminent au voisinage de la partie dorso-crâniale de l'urodaeum. (c. W. : canal de Wolff; mét.: métanéphros.) [Gr. = 130.]

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

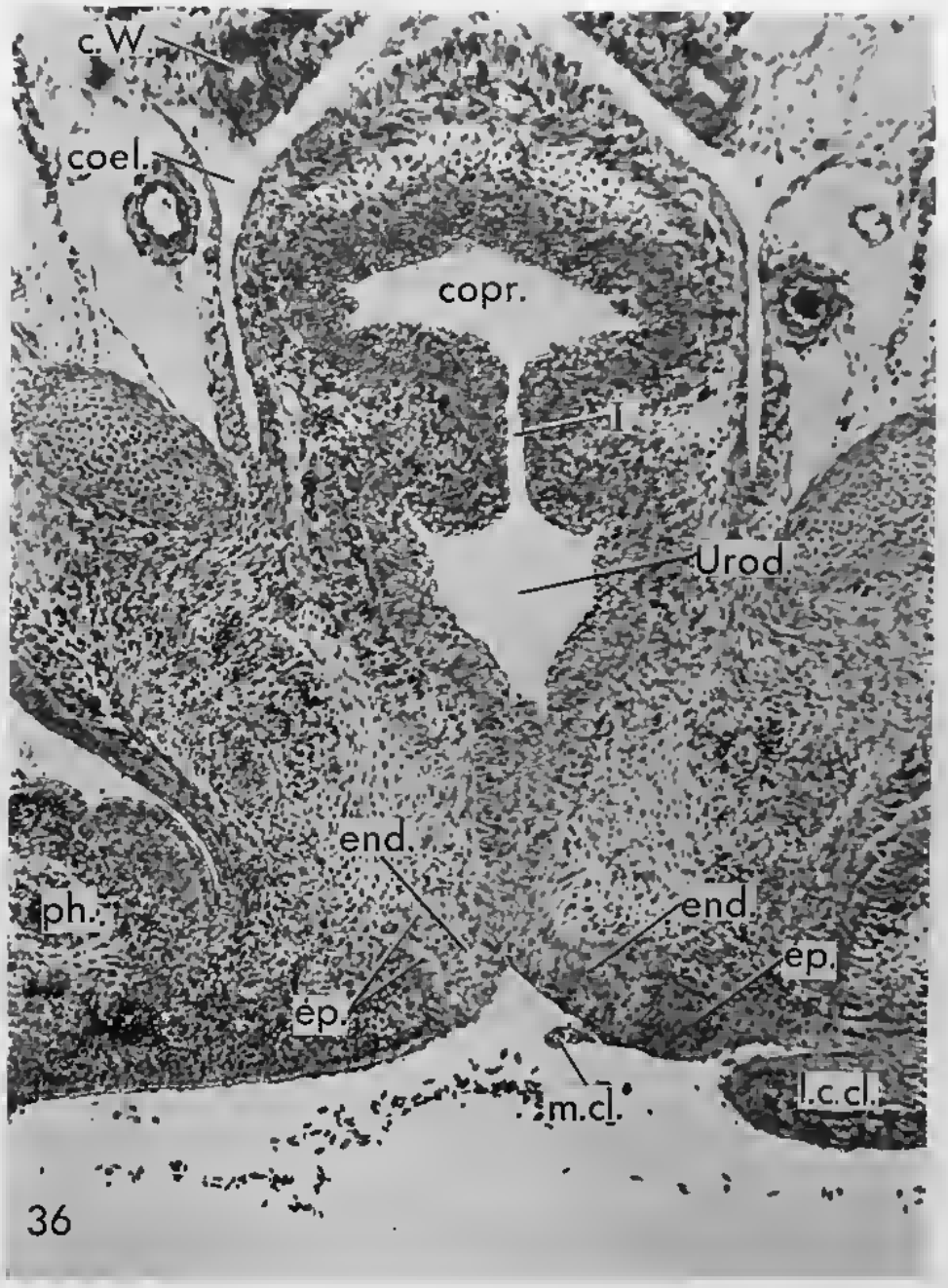




PHOTOGRAPHIE 35. — Agrandissement (Gr. = 340), d'une partie de la coupe représentée sur la photographie 34, montrant les nombreuses pycnoses présentes dans les extrémités caudales des canaux de Müller arrivées à proximité de l'épithélium urodaeal.

PHOTOGRAPHIE 37. — Vue à un plus fort grossissement (Gr. = 281) de l'isthme (I.) qui fait communiquer le coprodaeum avec l'urodaeum, chez l'embryon d'Orvet pesant 168,7 mg dont une coupe est reproduite sur la figure précédente. L'isthme est bordé par des cellules à aires claires cytoplasmiques; du côté de l'urodaeum, ces cellules sont petites, semblables à celles de l'épithélium urodaeal; elles sont un peu plus larges à leur partie apicale, leur noyau est plus volumineux, dans la moitié crâniale de l'isthme, et là, leur morphologie est voisine de celle des cellules qui tapissent la portion caudale du coprodaeum.

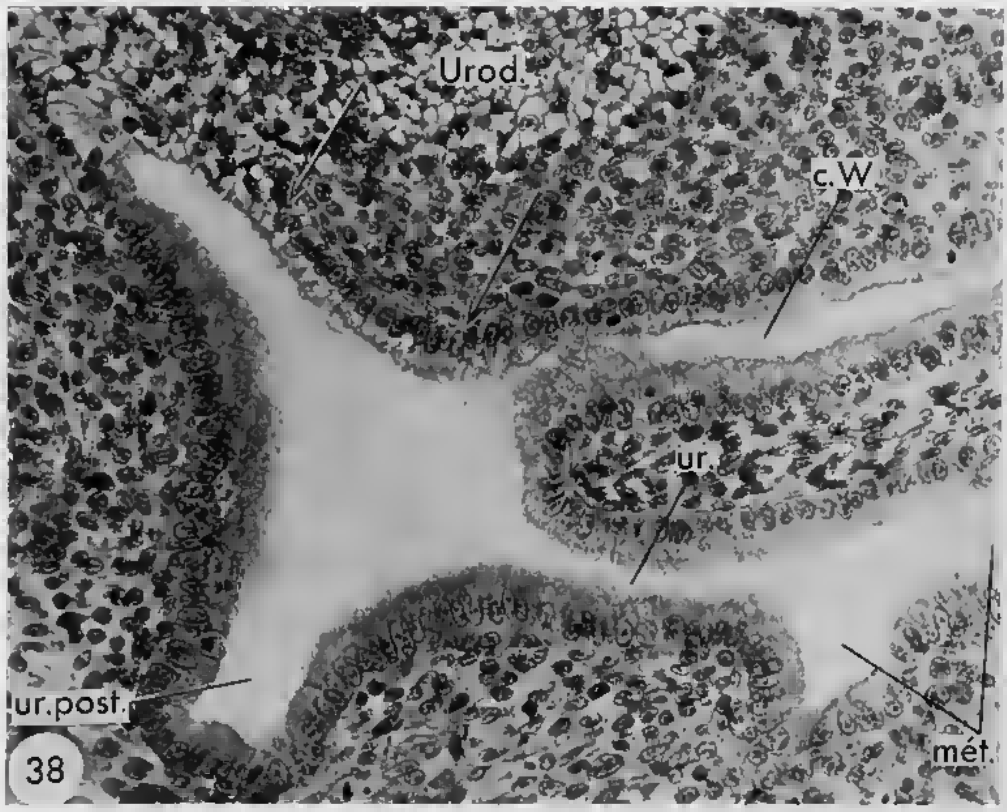
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 36. — Section para-transversale, de la région cloacale d'un embryon d'Orvet pesant 168,7 mg; le coprodaeum (copr.) se réunit à l'urodaeum (Urod.) par un passage étroit (l.); la chambre urodaeale est ouverte dans le proctodaeum; il ne persiste que des restes de la membrane cloacale (m. cl.); un court repli de l'épiblaste (ép.) entoure l'endoderme (end.) de la partie terminale de l'urodaeum (c. W. : canal de Wolff; coel. : coelome; l. c. cl. : lèvre caudale du cloaque; ph. : phallus). [Gr. = 131.]

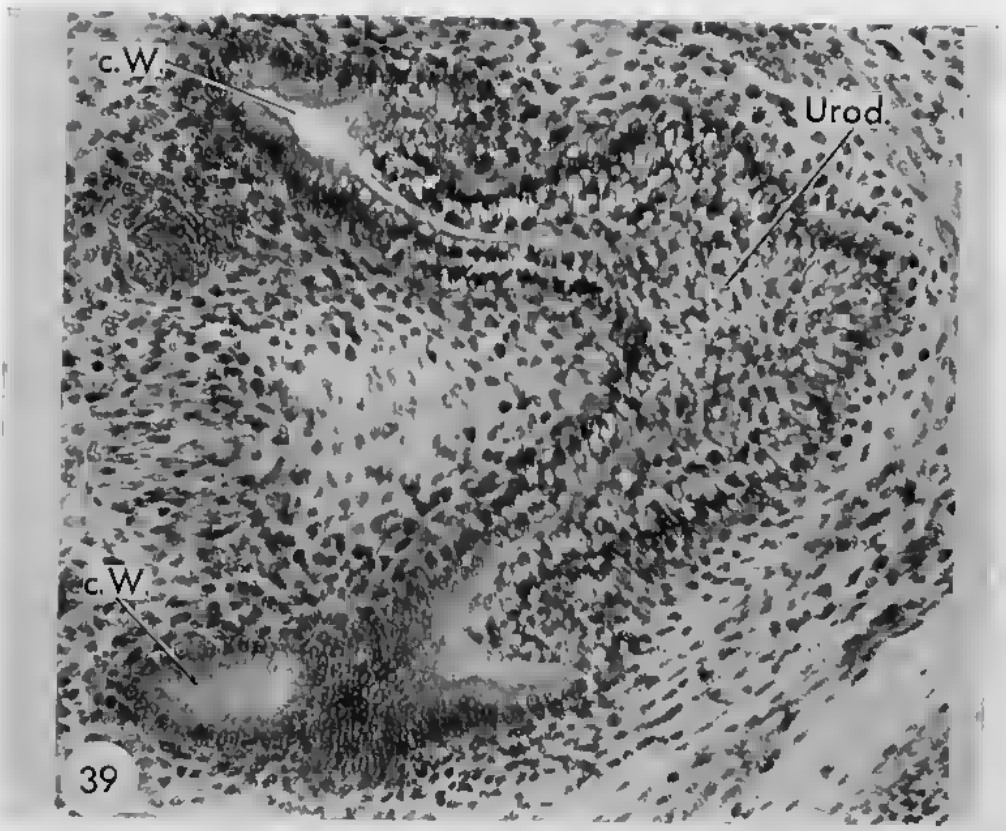
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 38. — Section sagittale de la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 90 mg, montrant la structure des voies urogénitales [canal de Wolff (c. W.) et uretères (ur. et ur. post.) dans la partie terminale de leur trajet et leur jonction avec l'urodaeum (Urod.)]. (mét. : métanéphros.) [Gr. = 38,2.]

Source : MNHN, Paris

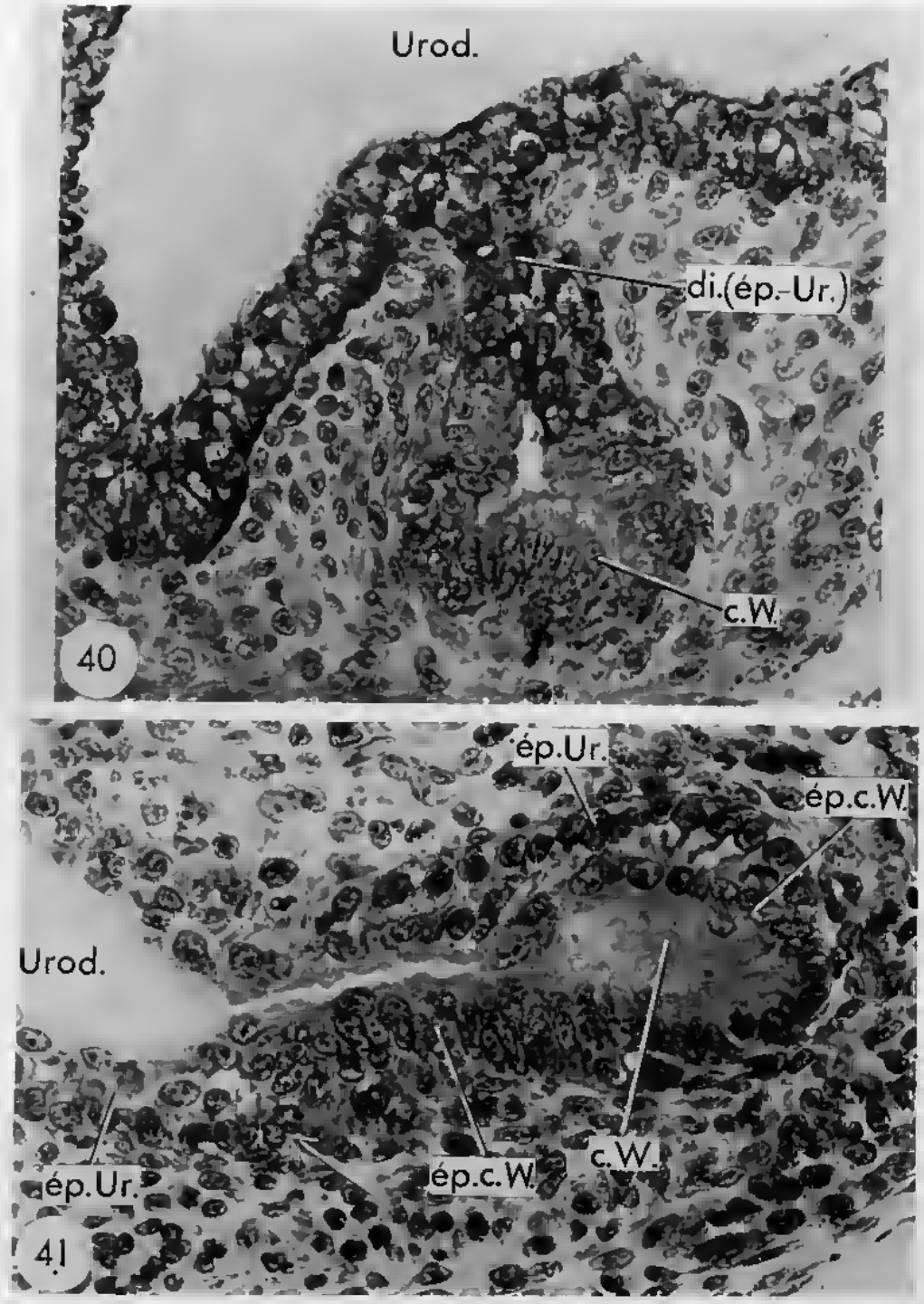


PHOTOGRAPHIE 39. — Coupe transversale de l'urodaeum d'un embryon d'Orvet pesant 145 mg montrant la réunion des extrémités caudales des canaux de Wolff (c. W.) et de l'urodaeum (Urod.). [Gr. = 301.]

8 564010 6

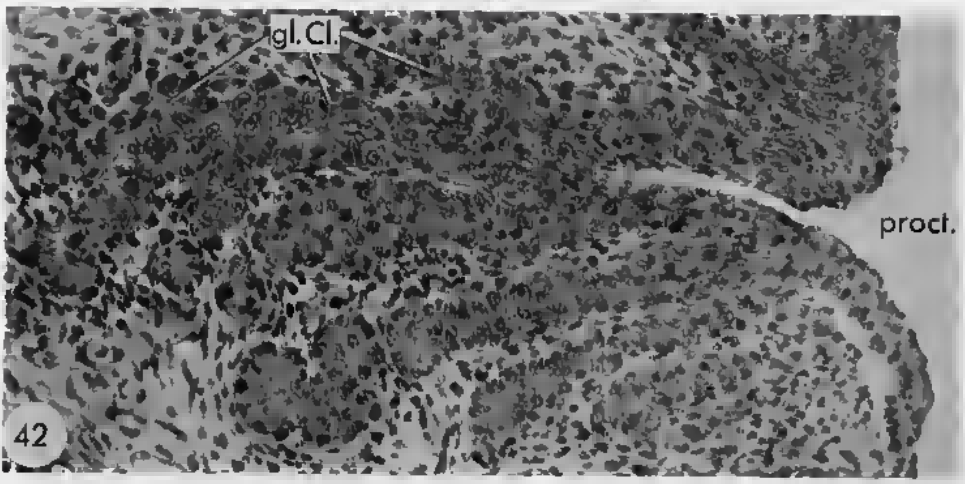
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

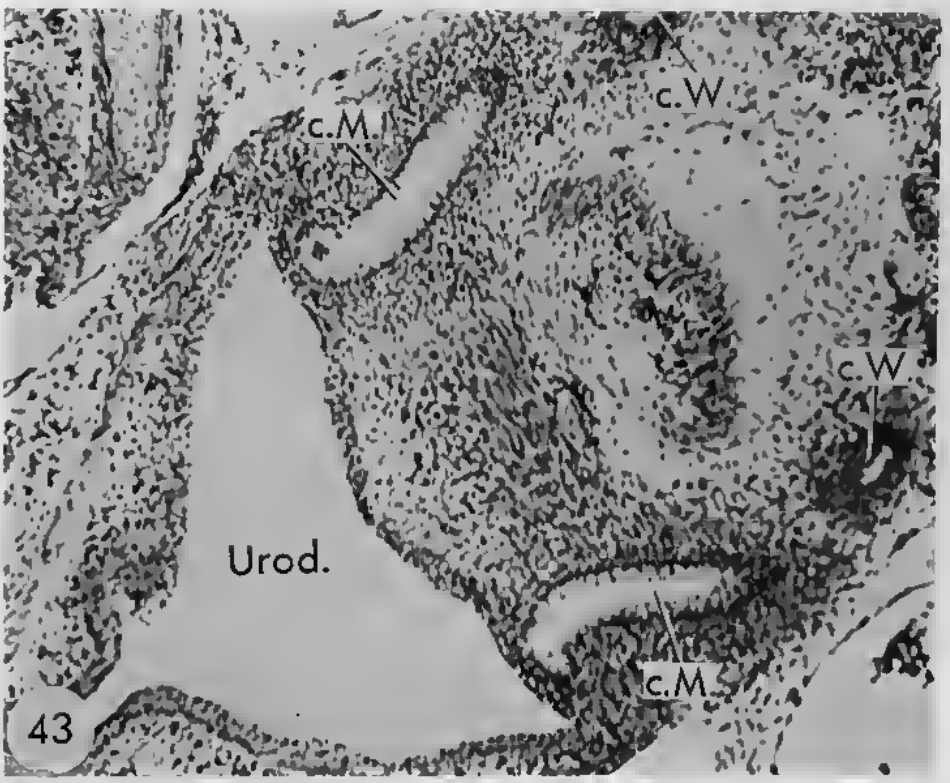
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIES 40 et 41. — Coupes histologiques transversales de l'urodaeum d'embryons d'Orvet pesant respectivement 258 mg et 248 mg, montrant les relations entre les extrémités caudales des canaux de Wolff (c. W.) et l'urodaeum (Urod.). Les « cornes du cloaque » qui reçoivent les extrémités caudales des canaux de Wolff se sont amincies et transformées en diverticules, à l'intérieur desquels s'enfonce l'extrémité caudale du canal de Wolff (photographie 41); l'épithélium du canal de Wolff (ép. c. W.) se distingue, en général, assez bien, de celui de l'urodaeum (ép. Ur.) sur les préparations simplement colorées à l'hémalun-éosine-safran (photographie 41); sur les coupes traitées par la méthode à l'APS (photographie 40), on constate que l'épithélium urodaeal est riche en matériel donnant une réaction positive à l'APS, tandis que les cellules du canal de Wolff ne sont que faiblement teintées en rose. (Gr. = 622 pour les photographies 40 et 41.)

Source : MNHN, Paris



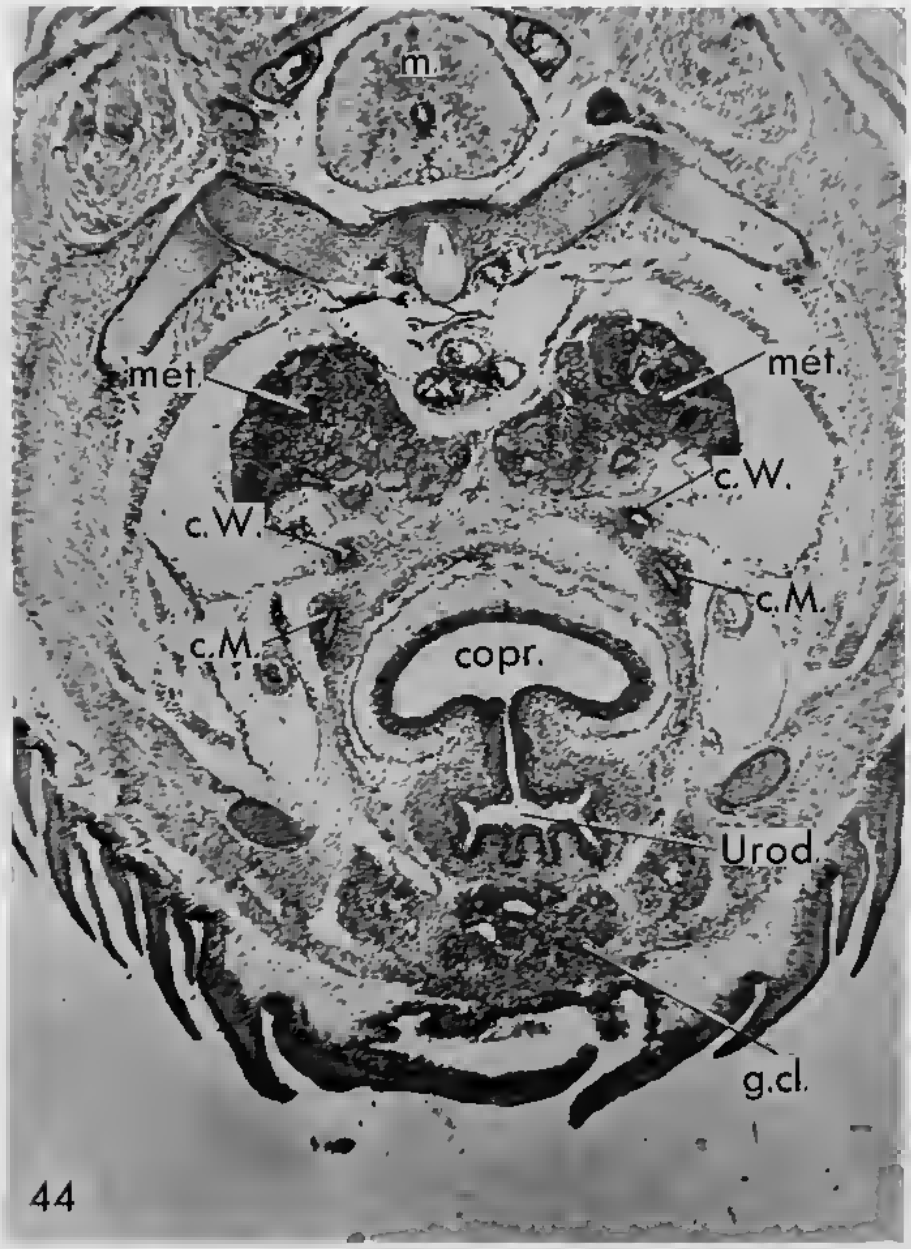


PHOTOGRAPHIE 42. — Bourgeons des glandes cloacales issus de l'ectoderme proctodaeal, sur le pourtour de l'orifice urodaeal, chez un embryon d'Orvet de 267 mg. (Gr. = 262,5.)

PHOTOGRAPHIE 43. — Section transversale de l'urodaeum (Urod.) d'un embryon femelle d'Orvet, pesant 329 mg; les canaux de Müller (c. M.), viennent se terminer sur les côtés latéraux de la paroi dorsale de l'urodaeum. (Gr. = 99.)

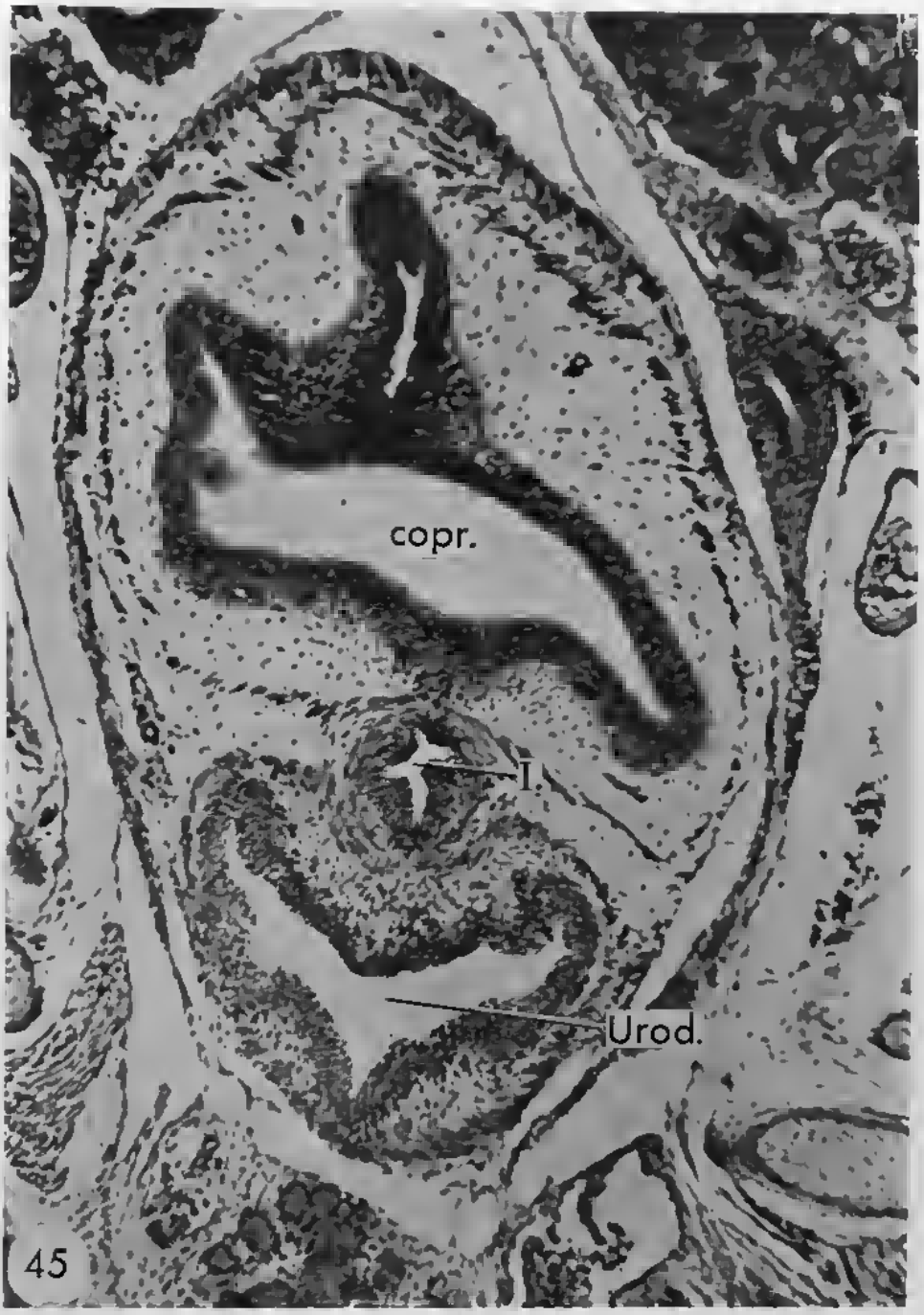
BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 44. — Coupe transversale à travers la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet pesant 407 mg (distance extrémité du museau–cloaque = 39 mm, distance cloaque–extrémité de la queue = 36,5 mm). La coupe passe au niveau de l'isthme de jonction entre le coprodaeum (copr.) et l'urodaeum (Urod.); ventralement, par rapport à ce dernier, on distingue un groupe de glandes cloacales (g. cl.) [c. M. : canal de Müller; c. W. : canal de Wolff; mét. : métanéphros.] (Gr. = 57.)

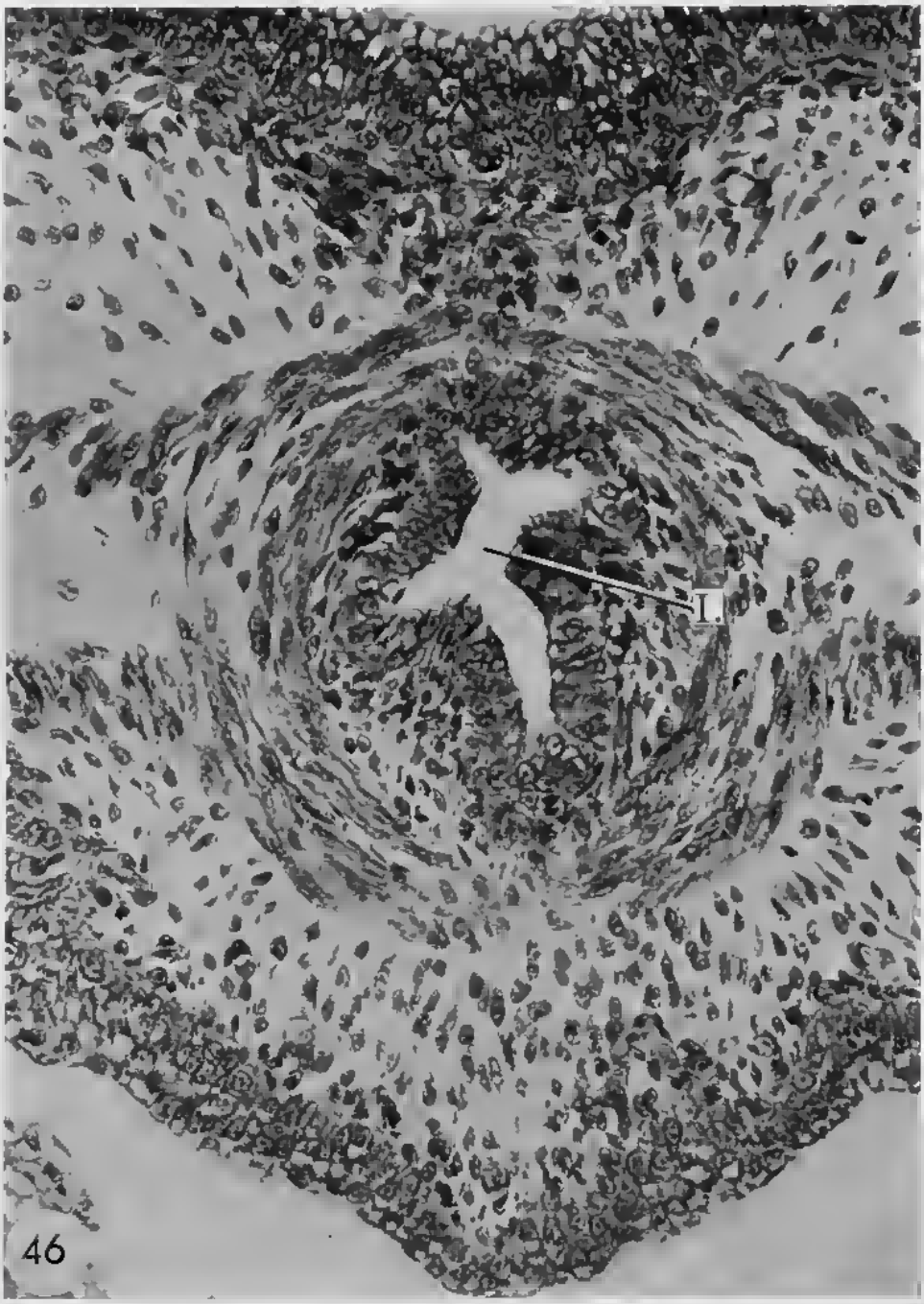
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 45. — Coupe transversale à travers la partie postérieure du corps d'un embryon d'Orvet de 400 mg; la partie terminale du coprodaeum (copr.) est entourée d'un mésenchyme lâche bordé par une assise musculaire; la communication entre le coprodaeum et l'urodaeum se fait par un passage étroit (I.) entouré d'un faisceau circulaire de muscles lisses. (Gr. = 137.)

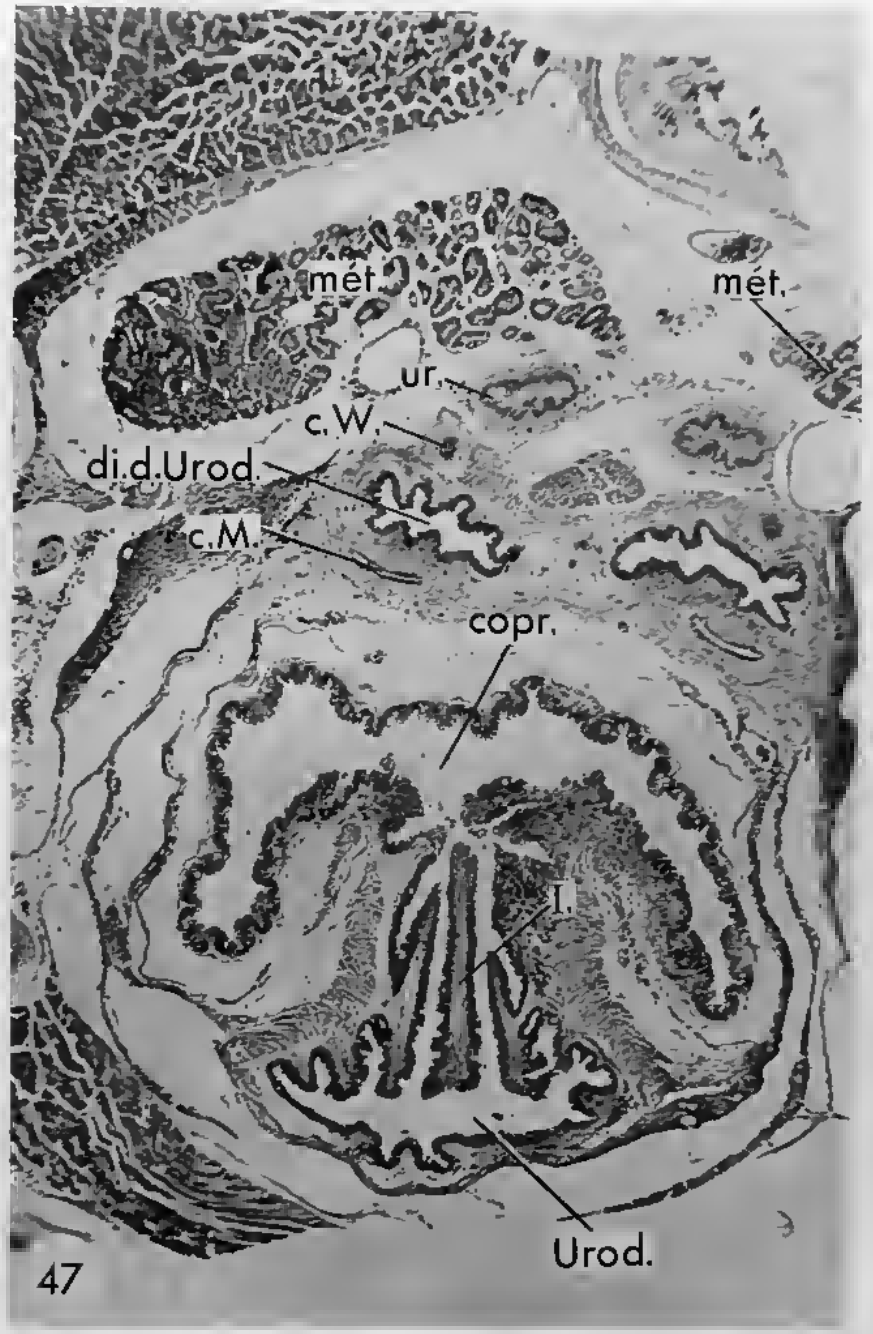
8 564010 6 7 A

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 46. — Vue à un fort grossissement (Gr. = 465), de l'isthme (I.)de communication entre le coprodaeum et l'urodaeum, de l'embryon précédent (pesant 400 mg).

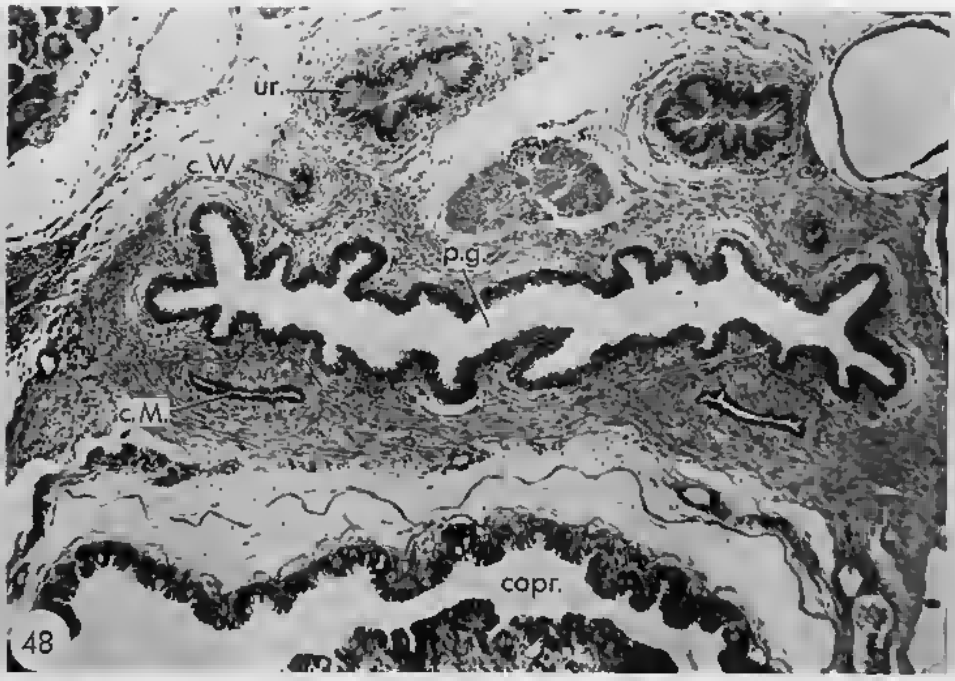
Source : MNHN, Paris

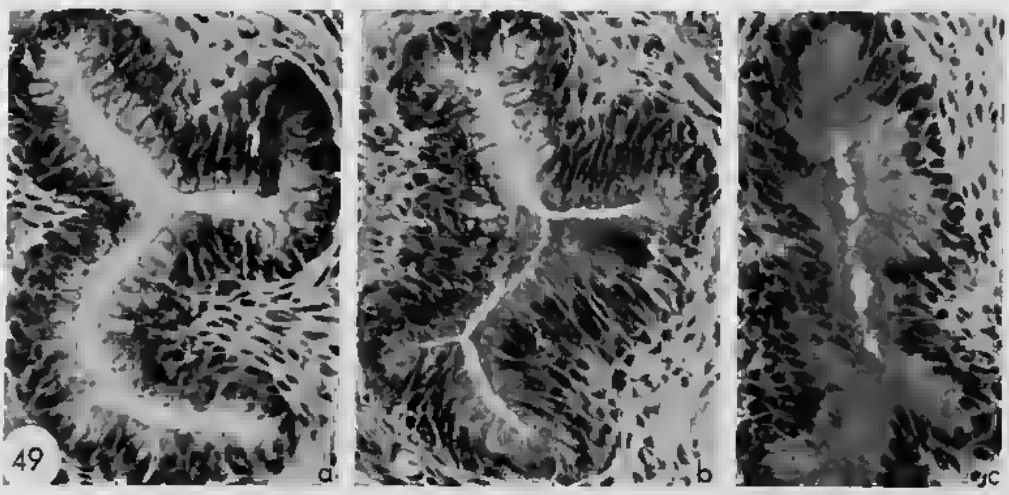


PHOTOGRAPHIE 47. — Section transversale à travers la région cloacale d'un jeune Orvet femelle pesant 4,7 g (mesurant 97,3 mm de l'extrémité du museau, au cloaque), sacrifié le 1er juin 1959. Le coprodaeum (copr.) étalé latéralement, communique avec l'urodaeum (Urod.), par un isthme orienté dorso-ventralement; en arrière du coprodaeum on distingue les sections (di. d. Urod.) des deux saillies crâniales de la poche génitale (expansion dorsale de l'urodaeum); les canaux de Müller (c. M.) sont situés du côté ventral de ces prolongements crâniaux de la poche, et les canaux de Wolff (c. W.), du côté dorsal. (mét. : métanéphros; . ur: uretère.) [Gr. = 55.]

BIBL. DU MUS. D'H. N. PARIS

Source : MNHN, Paris

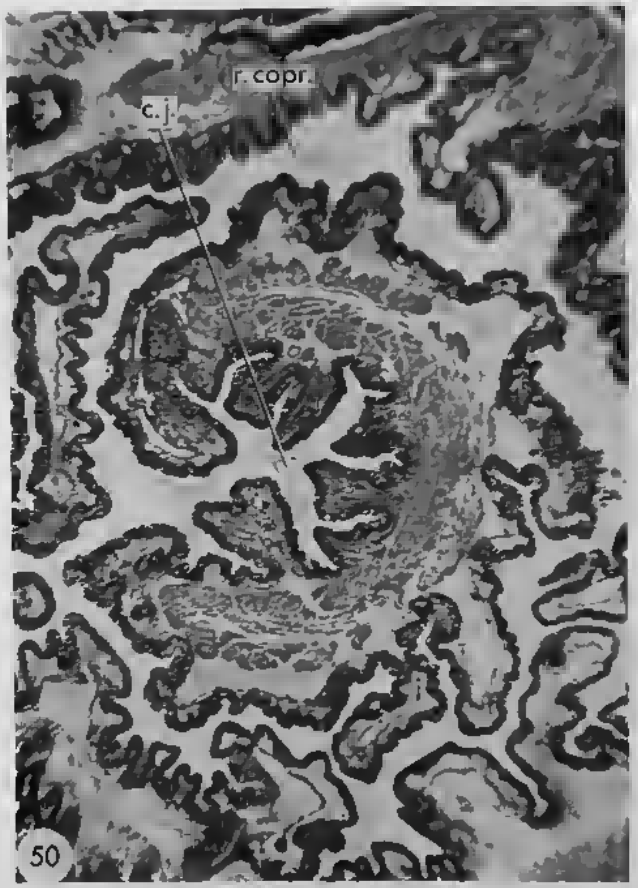


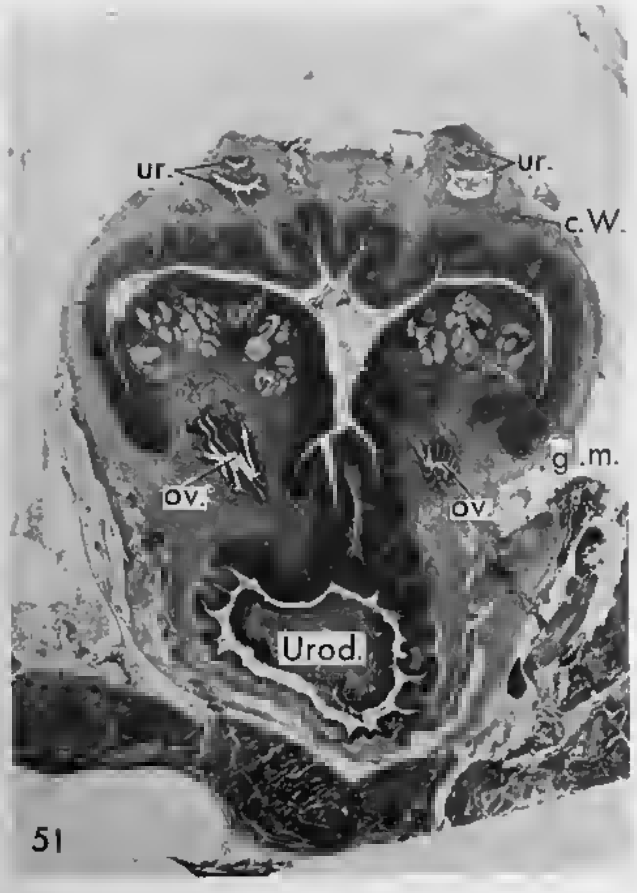


PHOTOGRAPHIE 48. — Section transversale de la région cloacale de l'Orvet femelle de 4,7 g, dont une coupe du cloaque est reproduite sur la photographie 47; la coupe de la photographie 48 passe à un niveau un peu plus caudal que celle de la photographie 47, et elle intéresse la totalité de la poche génitale (p. g.) : autres lettres, comme dans la figure 47. (Gr. = 88.)

PHOTOGRAPHIE 49 *a*, *b*, *c*. — Trois sections transversales à des niveaux différents (de *a* à *c* on se déplace dans le sens caudo-crânial) de l'uretère gauche d'un Orvet femelle de 4.7 g. Noter le changement brusque du type de l'épithélium (l'épithélium de type urodaeal fait place à l'épithélium « urétéral ») sur la coupe reproduite sur la photographie 49 *b*. (Gr. = 311.)

Source : MNHN, Paris



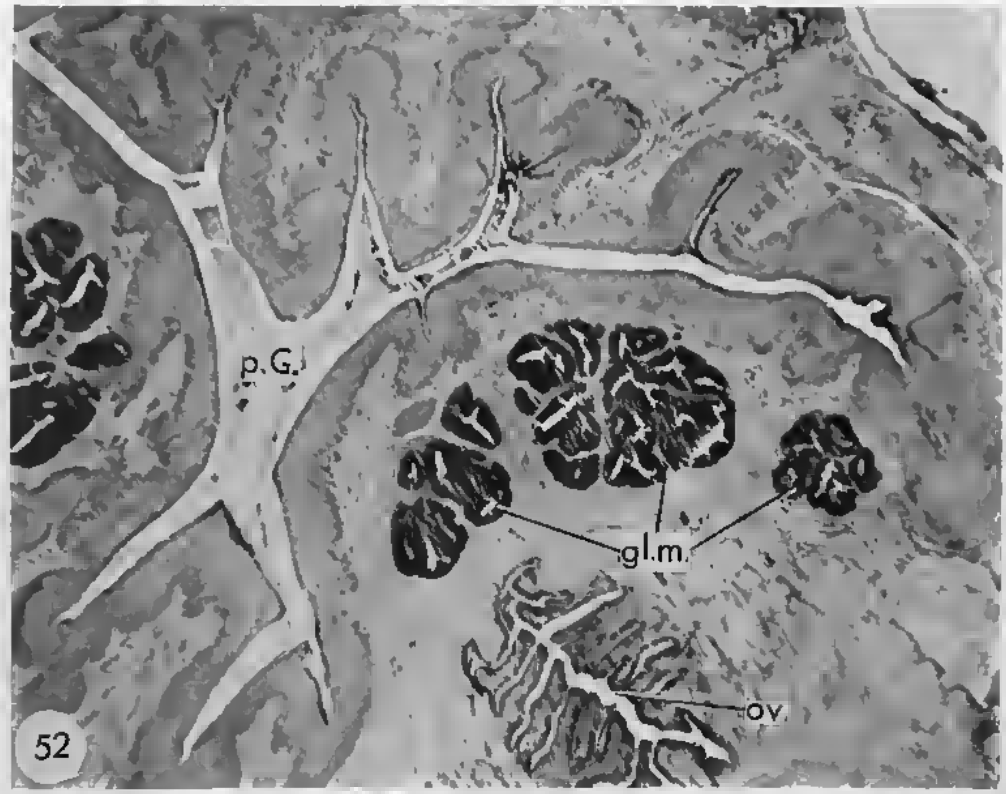


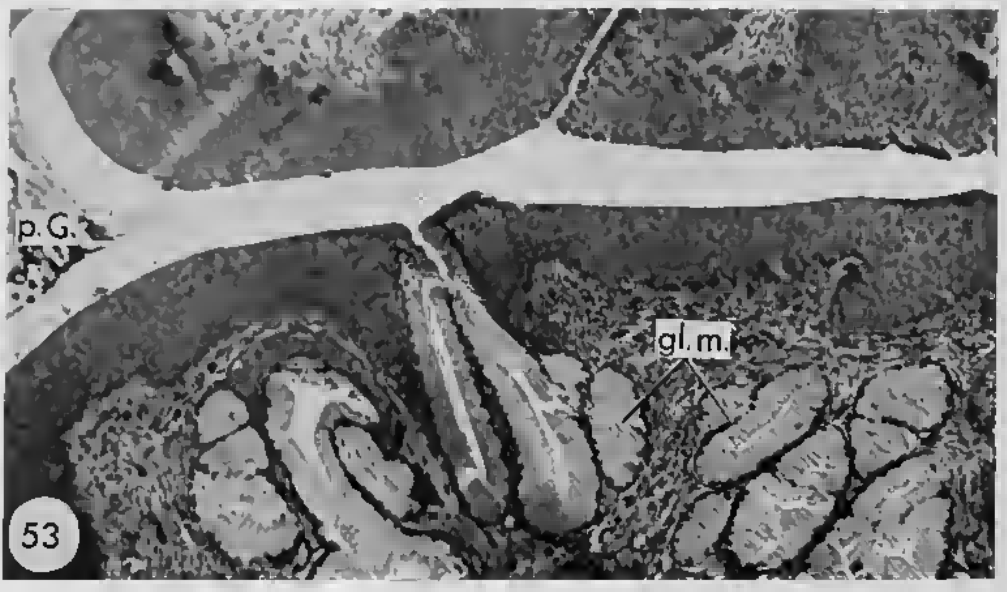
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

PHOTOGRAPHIE 50. — Section transversale du canal de jonction (c. j.) coprodaeum-urodaeum, chez un Orvet femelle adulte, mesurant 21.9 cm de l'extrémité du museau, au cloaque; un repli du coprodaeum (r. copr.) entoure complètement ce canal. (Gr. = 37,3.)

PHOTOGRAPHIE 51. — Section transversale de la poche génitale dorsale, d'un Orvet femelle adulte (Orv. 450), sacrifié au mois d'avril 1962; la section passe par la partie crâniale de la poche, pour montrer sa bilobation; l'épithélium de la poche est très épaissi et les glandes muqueuses (gl. m.) sont bien développées. (ov. : oviducte; Urod. : urodaeum.) [Gr. = 16.]

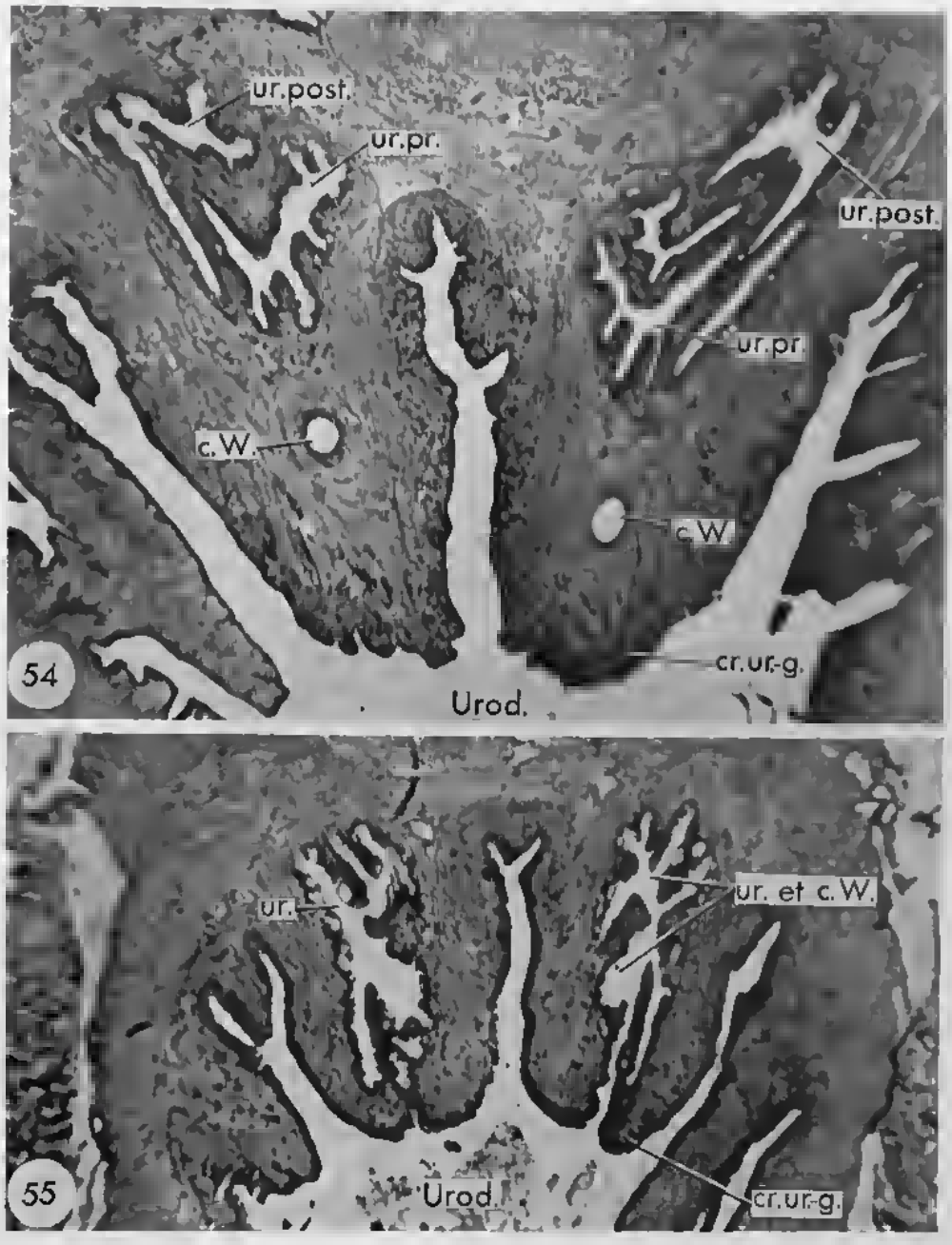
Source : MNHN, Paris





PHOTOGRAPHIES 52 et 53. — Sections de la partie crâniale de la poche génitale (p. G.) de l'urodaeum d'un Orvet femelle adulte, sacrifié au mois d'avril; des glandes muqueuses (gl. m.) très développées, contenant un produit de sécrétion donnant une réaction positive à l'APS (réaction mise en évidence sur la photographie 52), s'ouvrent dans cette poche. (ov. : oviducte). [Gr. = 46,7 pour la photographie 52, et Gr. = 107 pour la photographie 53.)

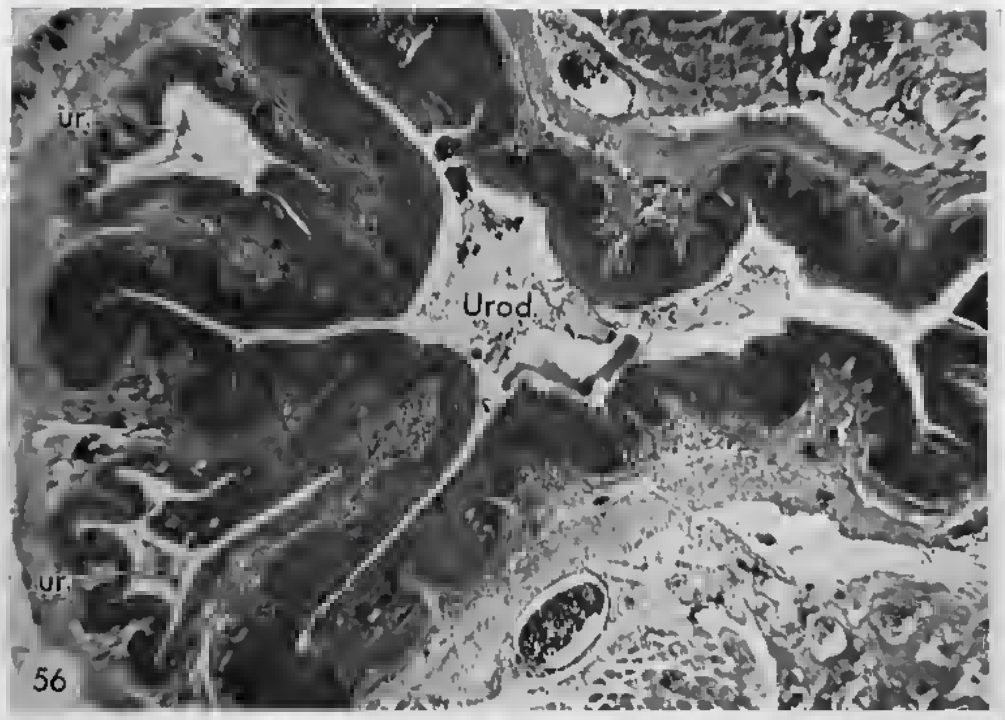
Source : MNHN, Paris

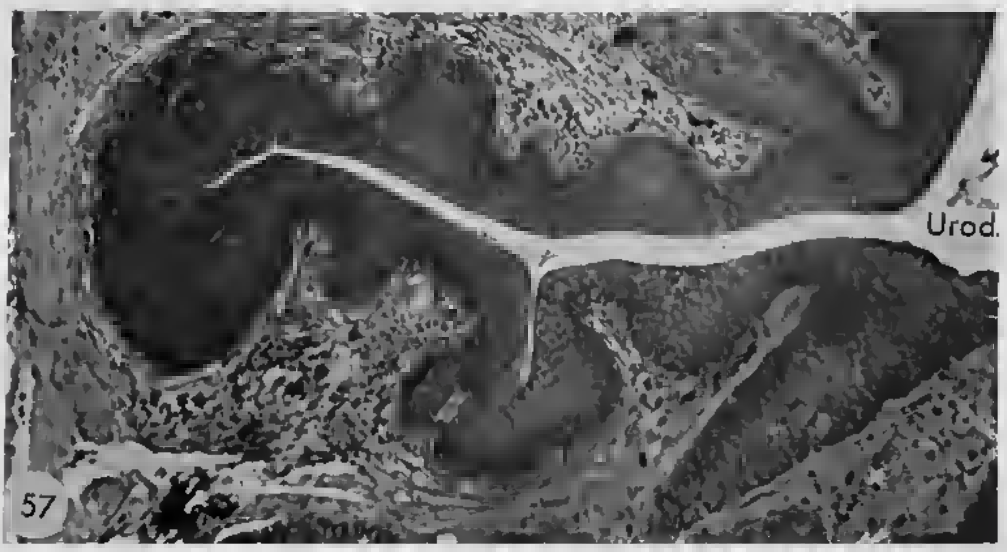


PHOTOGRAPHIES 54 et 55. — Sections transversales de l'urodaeum d'un Orvet femelle adulte, passant (phot. 54) au niveau des crêtes urogénitales (contenant canaux de Wolff et uretères) de la paroi dorsale de l'urodaeum et (phot. 55) au niveau de l'onverture des uretères et des canaux de Wolff, dans l'urodaeum. (c. W. : canal de Wolff; cr. ur.-g. : crête uro-génitale; ur. post. : uretère postérieur; ur. pr. : uretère principal; Urod. : urodaeum.) [Gr. = 38,4 pour la photographie 54, et Gr. = 45,6 pour la photographie 55.]

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

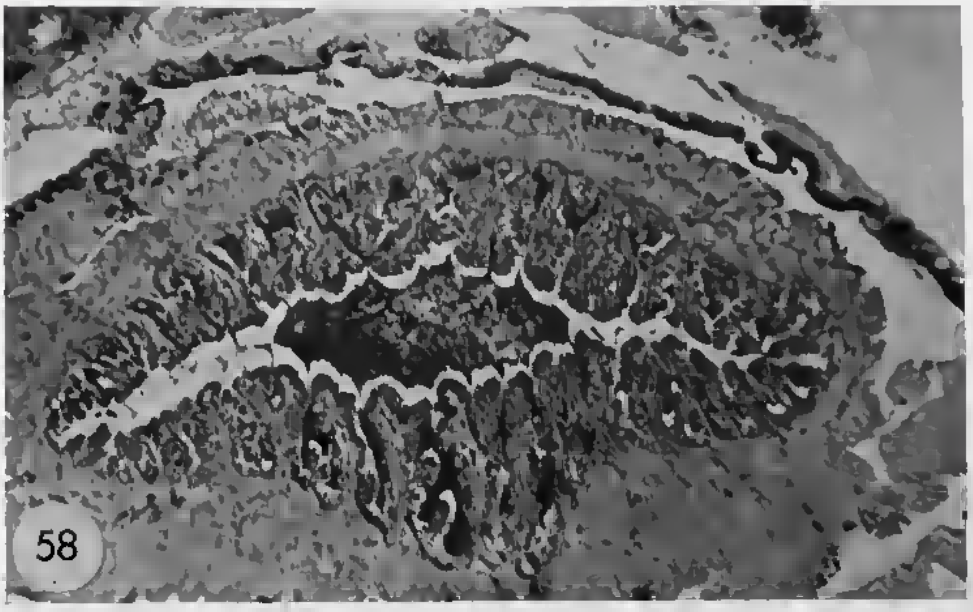


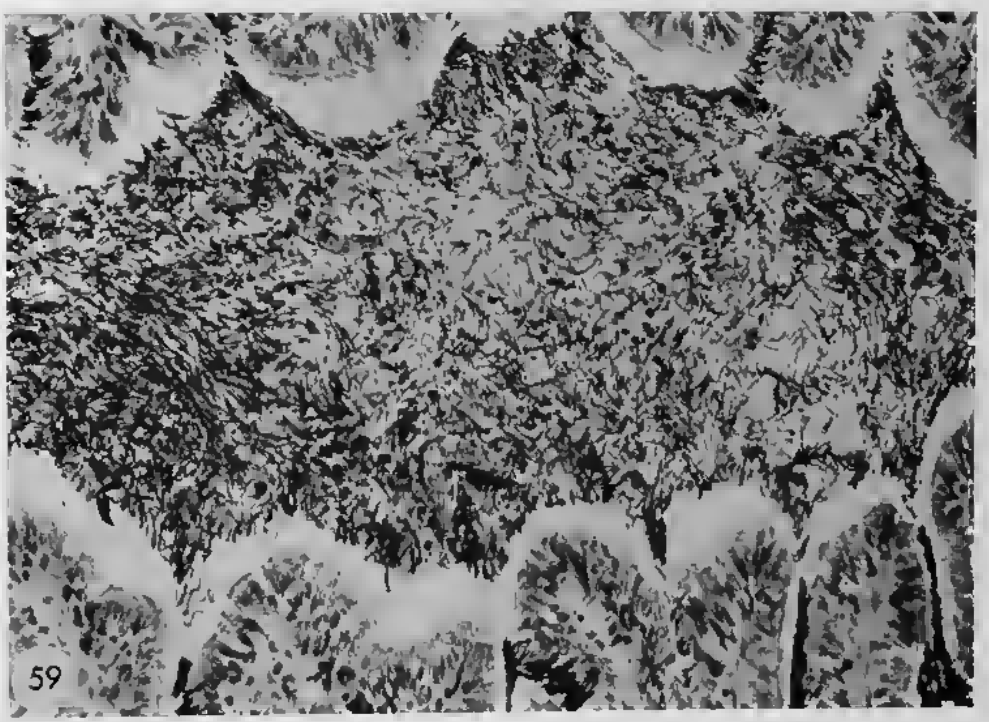


PHOTOGRAPHIE 56. — Section transversale, au niveau des points d'abouchement des uretères dans la paroi dorsale, de l'urodaeum d'un Orvet femelle adulte, en œstrus (Orv. 450, mesurant 18,4 cm de l'extrémité du museau, au cloaque, sacrifié au mois d'avril 1962). [Gr. = 42,7.]

PHOTOGRAPHIE 57. — Agrandissement d'une portion de la photographie 56, pour montrer l'épaississement et la pluristratification de l'épithélium urodaeal. (Gr. = 95.)

Source : MNHN, Paris

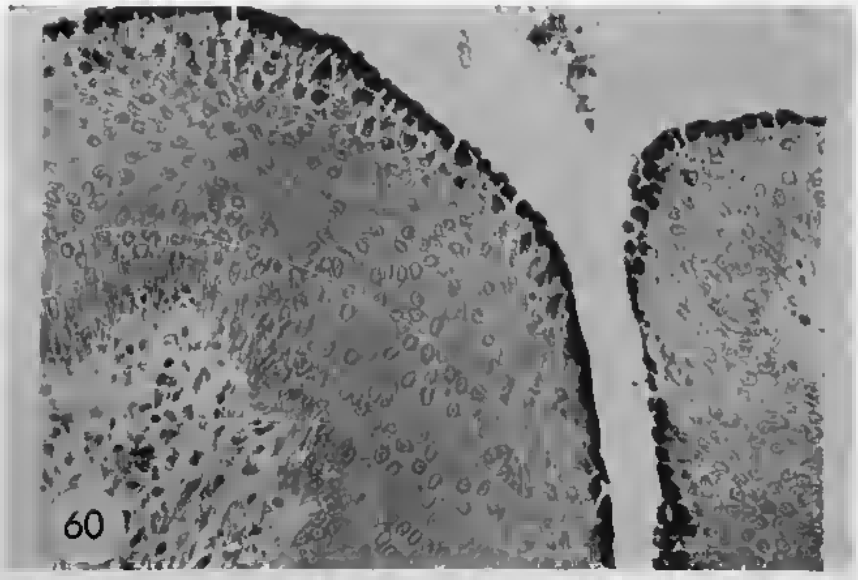




PHOTOGRAPHIES 58 et 59. — Section de la partie terminale d'un oviducte d'un Orvet femelle de 9,5 g, sacrifié le 8 juin 1959; d'innombrables spermatozoïdes sont présents dans cet oviducte droit (et également dans l'oviducte gauche). (Gr. = 41 pour la photographie 58, et Gr. = 252 pour la photographie 59.)

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris



PHOTOGRAPHIE 60. — Coupe histologique, à travers la paroi de l'urodaeum d'un Orvet femelle adulte (mesurant 18,4 cm, de l'extrémité du museau au cloaque), sacrifié au mois d'avril 1962; l'épithélium de la paroi de l'urodaeum est devenu très épais et est encore recouvert d'une assise superficielle de cellules mucifiées. (Gr. = 274.)

PHOTOGRAPHIE 61. — Section transversale au niveau du passage coprodaeum-urodaeum, chez un jeune Orvet mâle pesant 6,1 g; un repli annulaire du coprodaeum (r. copr.) entoure le canal de jonction (c. j.); des spermatozoïdes sont présents dans la lumière de ce canal. (Gr. = 55,8.)

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris